



TITLE:

カキ富有の結実に関する研究 -とくに単為結果性との関連において-(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

北島, 宣

CITATION:

北島, 宣. カキ富有の結実に関する研究 -とくに単為結果性との関連において-. 京都大学, 1992, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1992-09-24

URL:

<https://doi.org/10.11501/3090707>

RIGHT:

カキ '富有' の結実に関する研究

—とくに単熟結果性との関連において—

1992

北 島 宣

目次	
緒言	1
謝辞	3
第1章 カキ結果枝の乾物蓄積量と生理落果との関係	4
第1節 果実、枝および葉の乾物重ならびに葉面積の推定	4
第2節 遮光および無遮光下における‘富有’結果枝の乾物蓄積量と生理落果との関係	8
第3節 考察	13
第4節 摘要	17
第2章 無核果実の結実に及ぼす要因について	19
第1節 結果枝長の相違および環状剥皮処理が無核果実の結実に及ぼす影響	19
第2節 花粉遮断処理果実の結実に及ぼす有核果実の影響	21
第3節 ジベレリン処理果実の結実に及ぼす受粉果実の影響	25
第4節 考察	27
第5節 摘要	30
第3章 単為結果性と無核果実の発育に及ぼす受粉果実の影響	32
第1節 結果枝単位での単為結果性と無核果実の発育に及ぼす受粉果実の影響	32
第1項 ‘富有’の同一結果枝上における受粉果実の有無が単為結果性に及ぼす影響	32
第2項 ‘富有’の同一結果枝上における受粉果実の有無が無核果実の発育に及ぼす影響	36
第3項 ‘平核無’の同一結果枝上における受粉果実の有無が単為結果性に及ぼす影響	40

第2節	‘富有’の同一結果母枝上における単為結果性と無核果実の 発育に及ぼす受粉果実の影響	4 2
第3節	‘富有’の主枝および樹体ごとの花粉遮断処理が 単為結果性と収穫果実の品質に及ぼす影響	4 9
第1項	主枝ごとの花粉遮断処理が単為結果性に及ぼす影響	5 0
第2項	樹体ごとの花粉遮断処理が単為結果性と 収穫果実の品質に及ぼす影響	5 2
第4節	考察	5 4
第5節	摘要	5 9
第4章	同化産物の転流・分配と結実との関係	6 1
第1節	結果枝における ^{13}C 標識同化産物の蓄積と結実	6 1
第2節	人工受粉および花粉遮断果実における ^{13}C の蓄積と競合	6 5
第3節	果実の ^{13}C 蓄積に及ぼす要因の解析	7 1
第4節	考察	7 6
第5節	摘要	8 1
第5章	‘富有’の無核化による結実安定技術	8 3
第1節	胚のうの形成過程と受精の様相	8 3
第2節	ジベレリンおよびストレプトマイシン処理が 種子形成に及ぼす影響	9 3
第3節	ハウス栽培による無核化	9 7
第4節	開花期の訪花昆虫防除処理が無核化に及ぼす影響	1 0 0
第5節	考察	1 0 5
第6節	摘要	1 0 9
第6章	総合考察	1 1 1
総摘要		1 1 8
引用文献		1 2 1

カキの単為結果性に関する研究の経過と今後の課題

緒 言

カキ‘富有’は品質が極めて優れ、わが国の代表的な完全甘ガキ品種であるが、含種子数が比較的多いため、‘富有’と同様な高品質の無核の完全甘ガキが永年求められてきた。‘富有’は受粉しないと落果するというのがカキ栽培の常識であるが、‘富有’を放任受粉のもとで栽培すると、しばしば無核果実が得られる。これが自動的単為結果によるものか他動的単為結果によるものかは不明であるが、このような‘富有’の単為結果性を明らかにすることにより、無核果実生産の可能性が示唆されるものと考えられる。

梶浦(28)は、カキの単為結果力と種子形成力が品種の遺伝的な特性であることを示し、有核品種の‘富有’を単為結果力が弱く種子形成力が強い品種に、無核品種の‘平核無’を単為結果力が強く種子形成力が弱い品種に分類した。最近、山田(80)もカキの結実性に関する品種間差異を種子形成力と単為結果力の遺伝的な特性の差異としてとらえ、‘富有’を単為結果力の弱い品種群に分類している。このように、カキの単為結果性は遺伝的な特性と考えられており、‘富有’の結実安定をはかるためには受粉を確実にを行い、種子数を多くすることが最も重要であると考えられている(27, 28, 49, 60, 65, 66)。一方、単為結果力の強いとされている‘平核無’でも、偽単為結果性の性質を持つために受粉は結実に有効なことが認められており(62)、花粉遮断果実の結実は必ずしも安定していない。

花粉遮断果実の結実はカンキツ(47)、イチジク(3)およびバナナ(23)などの品種でも知られており、単為結果性は遺伝的なもので内生植物ホルモン含量と関係がある(1, 17, 53)とされている。しかし、イチジクでは単為結果力の異なるものでも内生オーキシンやジベレリン含量には差異がないことが報告されており(41)、単為結果力の弱いナシでも霜害後には単為結果性の発現の強いことが知られており(5)、単為結果の機構は不明な点が多い。カキでは‘平核無’の開花期における内生ホルモン含量が‘富有’に比べて多いものの、生理落果発生のピーク時期には‘富有’に比べてかなり少ない(19, 61)。外生の植物ホルモンによるカキの単為結果誘起にはジベレリンが優れている(20, 21)ものの、その効果は環境や年次、品種などの違いにより大きく変動する(49, 65)。さら

に、‘富有’の花粉遮断果実も高い結実率を示す場合のあること（28, 80）、また、環状剥皮処理が無核果率を高める（30, 49）ことなども知られているので、内生ホルモン以外に‘富有’の単為結果力を高める何らかの要因が存在するように思われる。

一方、カキの生理落果は結実と裏腹の関係にあり、生理落果の要因は結実の要因でもあると考えられる。カキは日照不足（33）や遮光処理（6, 29, 70）により落果が多くなるので、光合成同化産物の供給不足が生理落果発生の要因と考えられている。しかし、遮光処理が果肉のオーキシン濃度を低下させるため、ガクと果肉間のオーキシンの濃度勾配が大きくなり、このことが落果の直接的な原因であるとする説（69）もある。また、果実間や果実と新梢間の同化産物の競合も落果発生の要因として考えられている（30, 31, 34, 66）。このように落果発生には多くの要因が関与しているが、落果現象についてもいまだ十分に明らかにされていない。

そこで本研究では、カキ‘富有’の単為結果性を明らかにするため、先ず第1章において遮光及び無遮光条件下における‘富有’受粉果実の落果と結果枝の乾物蓄積量との関係を調査し、生理落果発生の要因を検討した。第2章では‘富有’の花粉遮断果実の結実が大きく変動することや、ジベレリン処理による単為結果誘起が不安定なことを認め、その要因を明らかにするとともに、単為結果性が変動する機作について推察した。第3章では第2章の結果をふまえ、人為的に花粉遮断をすることによって‘富有’の結実が高められることを明らかにするとともに、単為結果と果実間の競合について調査した。また、‘富有’の単為結果性を変動させる要因が‘平核無’の単為結果に及ぼす影響を調べ、単為結果性の品種特性について考察した。第4章では‘富有’結果枝に $^{13}\text{C O}_2$ 処理を行い、単為結果と同化産物の転流との関係を明らかにし、カキの単為結果のメカニズムについて検討した。第5章では‘富有’の種子形成を調査し、簡便な無核化技術を検討するとともに、‘富有’の無核果実生産の可能性を示した。

謝 辭

本研究を行うにあたり、御懇切な御指導と御校閲を賜った京都大学教授 杉浦 明博士に謹んで深謝の意を表する。また、終始適切な御指導と御教示を賜った京都府立大学教授 石田雅士博士に深謝の意を表する。

研究途上において終始御教示と御激励を賜った京都府立大学名誉教授 傍島善次博士に衷心より感謝の意を表する。また、研究のとりまとめにあたり適切な御助言と御激励をいただいた京都府立大学助教授 中野幹夫博士ならびに京都大学助教授 米森敬三博士に心から感謝の意を表する。

研究遂行にあたり御便宜と御激励をいただいた京都大学農学部附属農場教授
行永寿二郎博士ならびに同助教授 古川良茂博士、岡山大学教授 稲葉昭次博士
ならびに同助教授 久保田尚浩博士に深く感謝の意を表する。また、研究の実施
に際しご協力をいただいた京都府立大学農学部果樹園芸学講座専攻生および大学
院生諸氏ならびに同農学部附属農場各位に厚く御礼申し上げる。

なお、本研究の一部は文部省科学研究費補助金 奨励研究（Ａ）課題番号60760034、63760037および同 一般研究（Ｃ）課題番号02660037により行われた。記して御礼申し上げます。

第1章 カキ結果枝の乾物蓄積量と生理落果との関係

カキの生理落果は光条件に大きく左右されることが認められており（6, 29, 33, 70, 80）、光合成同化産物の低下が落果発生に関与していると推察されている（6, 29, 60, 70）。しかし、落果に関与する同化産物の動向は明らかにされておらず、落果発生の要因を解明するうえで同化産物の蓄積量や各器官への分配量などの実態を明らかにする必要がある。

そこで本章では、同化産物の指標として乾物重をとらえ、まず結果枝内の各器官の乾物重や葉面積を非破壊的に推定する方法を確立し、ついで自然栽培条件下と遮光条件下における結果枝の乾物蓄積量や各器官への乾物分配量の実態を明らかにし、落果発生との関係を調べた。また、実際の栽培環境下における生理落果の誘導期間についても検討した。

第1節 果実、枝および葉の乾物重ならびに葉面積の推定

材料および方法

京都府立大学附属農場植栽の20年生‘富有’を材料として用いた。新梢および2年生枝を1985年4月下旬から6月上旬までは1週間ごとに、以後は2週間ごとに、新梢20本、2年生枝5本ずつ無作為に採取した。採取後直ちに新梢長、新梢中央部の直径、葉身長および葉幅長を測定し、葉面積は葉面積計（林電工製）を用いて測定した。2年生枝は枝長および枝中央部の直径を測定した。いずれも新鮮重を測定した後、80℃で通風乾燥して乾物重を測定した。果実は5月下旬から7月下旬までは1週間ごとに、以後は2週間ごとに20果ずつ無作為に採取した。採取後、横径、縦径および新鮮重を測定し、同様に乾物重を測定した。これらの計測資料を基に、新梢、葉、果実および2年生枝の乾物重ならびに葉面積を推定する単回帰式を求めた。

1986年にも生理落果がほぼ終了する7月下旬まで同様な測定を行い、1985年のそれぞれの回帰式が異なる年次にも当てはまるか否かを検討した。さらに、樹体全体を寒冷紗で覆うことにより50%の遮光を行い、開花期から7月下旬まで1週間ごとに葉を採取して、50%遮光条件下における葉の乾物重を推定する単回帰式

も求めた。

結果

新梢乾物重および葉面積の推定回帰式は 4月下旬から開花期まで、開花期から生理落果のほぼ終了する 7月下旬まで、8月から11月中旬までの 3時期に分けて求めた。果実乾物重の推定回帰式は開花期から 7月下旬まで、8月から11月中旬までの 2時期に分けて求めた。2年生枝の乾物重推定回帰式は試料数が比較的少なかったため時期を分けずに求めた。これらの結果を第 1 表に示した。

果実の乾物重は果実の (横径)²×縦径を、新梢および 2年生枝の乾物重は枝長×(枝中央部の直径)² を、葉面積は葉身長×葉幅長をそれぞれ説明変数として単

第1表 カキ‘富有’の果実、新梢および2年枝の乾物重ならびに葉面積の推定回帰式

目的変数 (Y)	説明変数 (X)	適用時期	Y = a + b X		r ²	N ^y
			a	b		
果実 乾物重 (g)	(果実横径) ² × 果実縦径 (cm ³)	5月25日 - 7月30日	0.2511	0.0776	0.994	200
		8月14日 - 10月30日	0.0078	0.0904	0.997	120
新梢 乾物重 (g)	新梢長 × 新梢中央部横径 (cm ³)	4月26日 - 5月22日	-0.0038	0.2397	0.980	100
		5月29日 - 7月30日	-0.0267	0.3768	0.985	120
		8月14日 - 11月14日	-0.0423	0.5443	0.989	140
2年枝 乾物重 (g)	枝長 × 枝中央部横径 (cm ³)	4月26日 - 11月14日	-0.0382	0.4994	0.995	90
葉面積 (cm ²)	葉身長 × 葉幅長 (cm ²)	4月26日 - 5月22日	0.4536	0.6861	0.999	613
		5月29日 - 7月30日	0.4843	0.6858	0.999	985
		8月14日 - 11月14日	0.2968	0.6702	0.998	647

² 相関係数

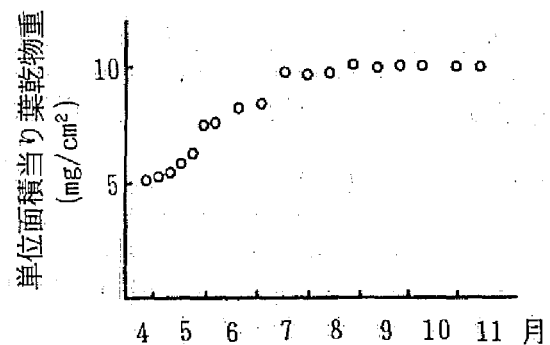
^y サンプル数

回帰分析を行ったところ、相関係数は果実で $r=0.994\sim0.997$ 、新梢では $r=0.980\sim0.989$ 、2年生枝では $r=0.995$ 、葉面積では $r=0.998\sim0.999$ と、いずれも極めて高い値が得られ、果実の乾物重、新梢および2年生枝の乾物重ならびに葉面積は高い精度で推定可能なことが示された。

葉の乾物重では葉身長×葉幅長を説明変数とする単回帰式を用いると、葉が最終的な大きさに達した後の乾物重の推定値は一定となる。しかし、葉が最終的な大きさに達した後も乾物重は増加することが考えられるので、単位葉面積あたりの葉の乾物重の経時的変化を調べた。その結果、単位葉面積あたりの葉の乾物重は7月下旬まで増加が認められ、8月以降はほぼ一定の値を示した（第1図）。

そのため、葉の乾物重では葉身長×葉幅長を説明変数とする場合、

7月下旬までは各測定日ごとに推定回帰式を求め、8月から10月までは一つの推定回帰式にまとめるのが妥当と考えられた。この結果、葉の乾物重推定単回帰式の相関係数は $r=0.985\sim0.997$ と極めて高い値が得られた（第2表）。また、50%遮光条件下の葉でも相関係数は $r=0.948\sim0.996$ と極めて高い値



第1図 単位葉面積当りの葉の乾物重の経時的変化

が得られ（第3表）、いずれも高い精度で推定可能なことが示された。一方、回帰係数は50%遮光条件下の葉でやや小さかった。

1985年における7月下旬までのこれらの各回帰式が、異なる年次にも当てはまるか否かを検討するために、1986年の測定値を1985年の回帰式に当てはめた推定値と、1986年の実測値との間の相関係数を求めたところ、果実乾物重では $r=0.992$ 、新梢乾物重では $r=0.981$ 、葉乾物重では $r=0.996\sim0.997$ 、葉面積では $r=0.998$ といずれも極めて高い値が得られたので、7月下旬までの各回帰式は異なる年次にも当てはまることが認められた。

第2表 カキ‘富有’の葉身長×葉幅長 (cm²) を説明変数 (X) とするときの
葉乾物重 (Y, g) 推定回帰式

適用時期	Y = a + b X		r ²	N ^Y
	a	b		
4月26日	0.0006	0.0034	0.994	125
5月 1日	0.0015	0.0037	0.997	130
5月 8日	0.0027	0.0039	0.994	128
5月15日	0.0004	0.0042	0.995	107
5月22日	0.0015	0.0045	0.996	123
5月29日	0.0018	0.0053	0.992	208
6月 4日	-0.0141	0.0056	0.985	171
6月19日	-0.0012	0.0059	0.991	147
7月 3日	-0.0153	0.0062	0.993	145
7月17日	-0.0059	0.0071	0.990	149
7月30日	-0.0176	0.0071	0.980	165
8月14日 - 11月14日	-0.0032	0.0073	0.988	647

^z 相関係数

^y サンプル数

第3表 50%遮光条件下におけるカキ‘富有’の葉身長×葉幅長 (cm²) を説明変数 (X) とするときの葉乾物重 (Y, g) 推定回帰式

適用時期	Y = a + b X		r ²	N ^Y
	a	b		
6月 1日	-0.0027	0.0045	0.996	107
6月 8日	-0.0020	0.0048	0.996	108
6月15日	-0.0006	0.0049	0.992	108
6月22日	-0.0008	0.0048	0.994	95
6月29日	-0.0050	0.0051	0.992	78
7月 6日	-0.0031	0.0057	0.988	101
7月13日	0.0334	0.0046	0.948	95
7月29日	0.0018	0.0053	0.989	93

2. 相関係数

Y. サンプル数

第2節 遮光および無遮光下における結果枝の乾物蓄積量と生理落果との関係

第1節において、カキの結果枝各器官の乾物重を非破壊的に推定する単回帰式を求め、その相関係数が極めて高いことから、結果枝各器官の乾物重が推定可能なことを明らかにした。そこで、本節ではこの手法を用い、自然栽培条件下と遮光条件下における落果時期の異なる4グループと落果の生じなかったグループについて、結果枝の乾物蓄積量の実態を明らかにするとともに、落果発生との関係を明らかにしようとした。

材料および方法

実験は京都府立大学附属農場植栽の17年生‘富有’を用い1986年に行った。5月中旬に新梢長25cm程度の結果枝を選んで、1結果枝1蕾に摘蕾し、満開時の5月27日に‘禪寺丸’花粉を受粉した。遮光区は受粉直後に樹体全体を寒冷紗で覆い50%の遮光を行った。受粉1週間後より7月下旬まで毎週落果調査を行うとともに、結果枝の新梢長と新梢中央部の直径、結果枝に着生するすべての葉の葉身長と葉幅長および果実の横径と縦径を測定した。これらの測定値を第1節の果実、枝および葉の乾物重推定単回帰式と葉面積推定単回帰式に当てはめ、各測定日における果実、枝および葉の乾物重と葉面積を算出した。なお、果実+枝+葉の乾物重を結果枝乾物重とし、各期間の乾物増加量は1週間ごとの乾物重の差として求めた。また、果実への乾物分配率は(果実乾物増加量/結果枝乾物増加量)×100として求めた。

対照区(C)および遮光区(S)における生理落果の発生が比較的多かった結果枝について、落果時期別にそれぞれ受粉後3週目落果(C-3、S-3)、4週目落果(C-4、S-4)、5週目落果(C-5、S-5)、6週目落果(C-6、S-6)とし、7月下旬まで落果が生じなかった結果枝は無落果(C-N、S-N)として、これらのグループについて結果枝の乾物蓄積量および果実発育と生理落果との関係を解析した。なお、結果枝の先端部、中央部および基部の照度を測定し、樹冠頂部の照度を100としたときのそれぞれの相対値の平均を結果枝の相対照度とした。

また、落果果実の乾物増加量の推移をさらに明らかにするため、1988年に50%遮光した樹体を用いて、果実の横径および縦径を受粉後2～3日ごとに測定した。

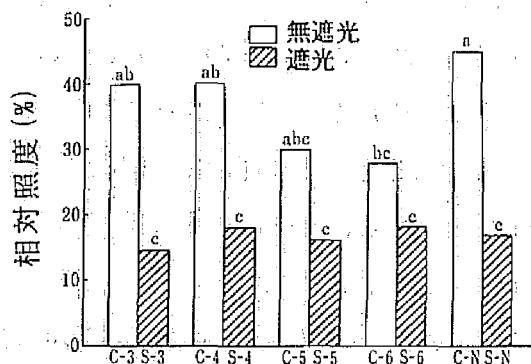
有意差検定(5%水準)はすべてダンカンの多重検定法で行った。

結果

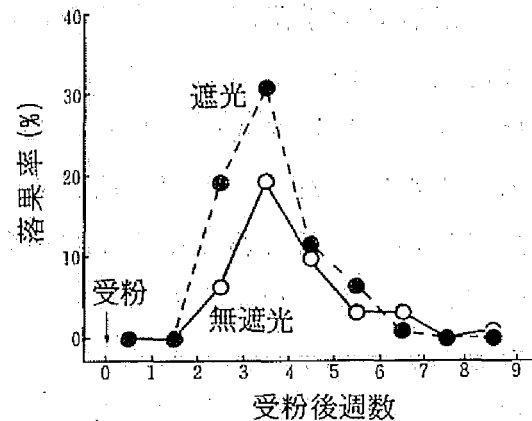
1986年の落果波相は対照区、遮光区とも受粉後4週目をピークとする1波相を示し、受粉9週間後の7月30日における累積落果率は対照区で46.0%、遮光区で69.9%であった(第2図)。受粉後3、4週目の合計落果数は全落果数の60.0%(対照区)および72.3%(遮光区)を占めた。相対照度は対照区の無落果(C-N)では45.1%、遮光区の無落果(S-N)では17.0%であり、両者の差は有意であった(第3図)。落果時期の異なる結果枝の新梢長の相違を第4図に示した。対照

区の受粉後 3 週目落果 (C-3)、
4 週目落果 (C-4) および遮光
区の 3 週目落果 (S-3) の結果
枝の新梢長はいずれの時期も高
い値で推移し、受粉 4、5 週間後
まで新梢の伸長が認められた。
しかし、それ以外のものでは開
花期にすでに新梢伸長がほぼ停
止していた。

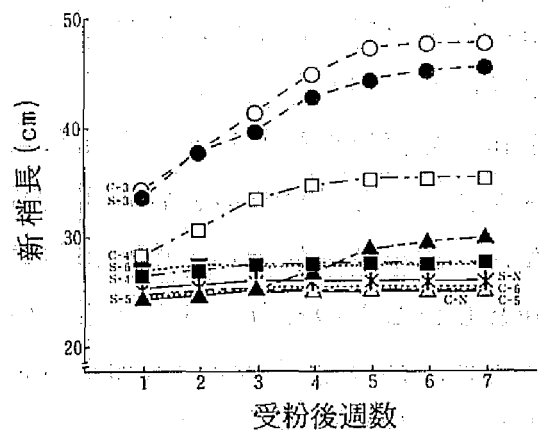
葉の乾物増加量はいずれも受
粉直後で最も多く、その後減少
するが受粉後 5 週目頃から再び



第3図 無遮光及び遮光処理における
結果枝の相対照度
異なる文字は 5%水準で有意差
のあることを示す。
C-3, C-4, C-5, C-6 および C-N はそ
れぞれ、無遮光区における受粉
後 3, 4, 5, 6 週目に落果、および
落果しなかった結果枝を示す。
S-3, S-4, S-5, S-6 および S-N はそ
れぞれ、50%遮光区における受
粉後 3, 4, 5, 6 週目に落果、およ
び落果しなかった結果枝を示す。



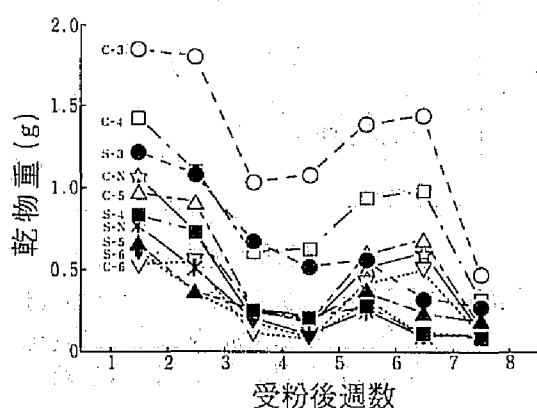
第2図 無遮光及び遮光処理における
果実の落果波相



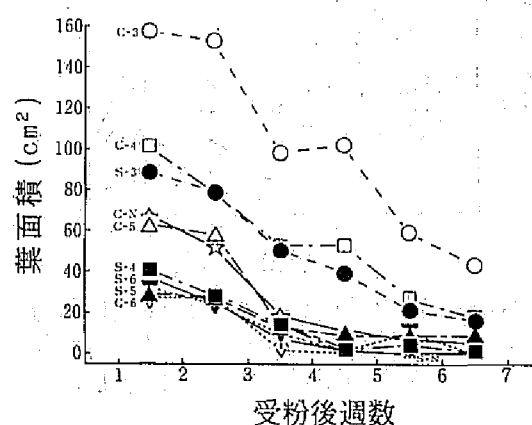
第4図 落果時期の異なる結果枝の新梢
長の経時的変化
○ (C-3), □ (C-4), △ (C-5), ▽ (C-6)
および ☆ (C-N) はそれぞれ、無遮
光区における受粉後 3, 4, 5, 6 週目
に落果および落果しなかった結果
枝を示す。
● (S-3), ■ (S-4), ▲ (S-5), ▼ (S-6)
および * (S-N) はそれぞれ、50%
遮光区における受粉後 3, 4, 5, 6 週
目に落果および落果しなかった結
果枝を示す。

増加して、受粉後6、7週目にピークがみられた（第5図）。C-3およびC-4はいずれの時期も高い値で推移したが、S-3は受粉後5週目までは高い値で推移したものの、その後は他の遮光区のものと同様に推移した。また、落果の生じなかった結果枝では、受粉後7週目を除くといずれも対照区と遮光区との間に有意な差は認められなかった。

葉面積増加量の推移を第6図に示した。いずれも受粉直後に最も高い値を示したが、その後減少し、C-3、C-4およびS-3以外では受粉後4週目から葉面積の拡大がほぼ停止した。



第5図 落果時期の異なる結果枝における葉の乾物増加量の経時的变化
図中の記号は第3図に示した。

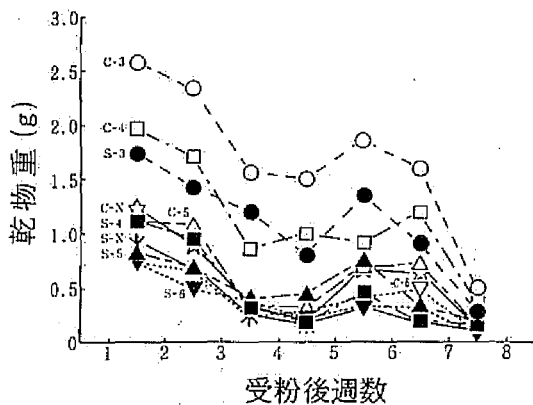


第6図 落果時期の異なる結果枝における葉面積増加量の経時的变化
図中の記号は第3図に示した。

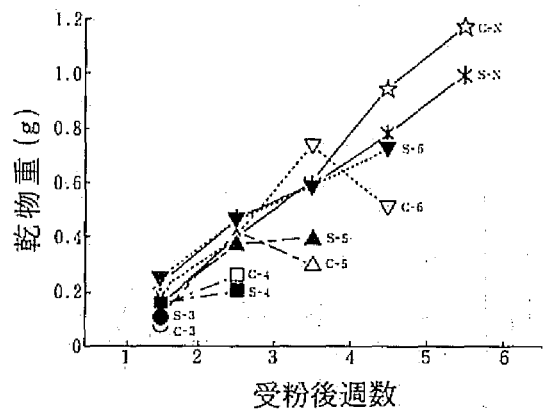
枝葉乾物増加量ではC-3、C-4およびS-3が高い値で推移し、それ以外はほぼ同様であった（第7図）。また、枝葉乾物増加量のほぼ70%は葉の乾物増加量であった。

果実の乾物増加量を第8図に示した。落果しなかった果実では対照区と遮光区の間に有意な差が認められなかった。S-6以外の落果果実は、落果1週間前の果実乾物増加量が落果しなかった果実に比べていずれも有意に低い値を示した。とくにC-3、C-4およびS-3では、果実の乾物増加量が低い値を示した落果1週間前における枝葉乾物増加量は、他の結果枝に比べて有意に高い値を示した（第7図）。

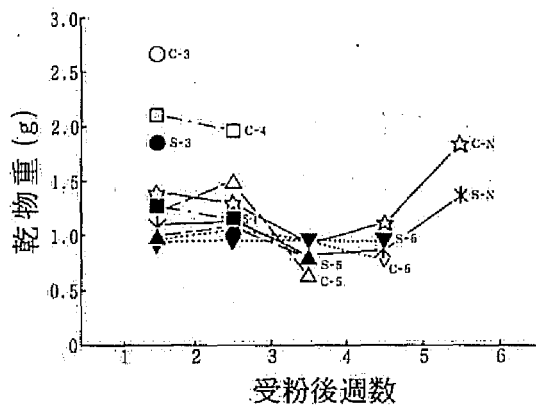
結果枝乾物増加量は C-3、C-4 および S-3が他の結果枝に比べて有意に高い値を示し、さらに C-3は S-3に比べて有意に高かった。一方、C-3、C-4 および S-3 以外の結果枝では受粉後 5週目まではいずれも差が認められなかった。落果の生じなかった結果枝では対照区、遮光区ともに受粉後 6週目より結果枝乾物増加量が急激に増加することが認められ、この時両区の間に差が認められた（第 9 図）。



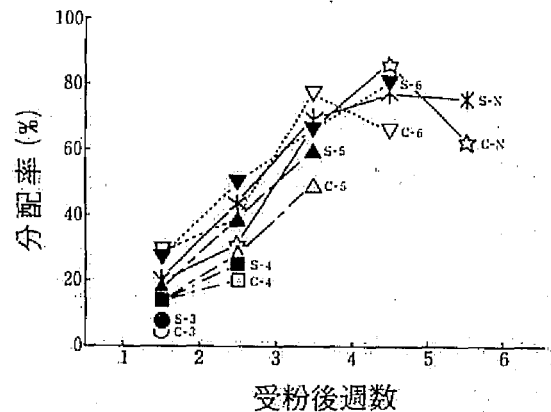
第7図 落果時期の異なる結果枝における枝葉乾物増加量の経時的变化
図中の記号は第 3 図に示した。



第8図 落果時期の異なる結果枝における果実乾物増加量の経時的变化
図中の記号は第 3 図に示した。



第9図 落果時期の異なる結果枝における結果枝（果実+枝+葉）乾物増加量の経時的变化
図中の記号は第 3 図に示した。

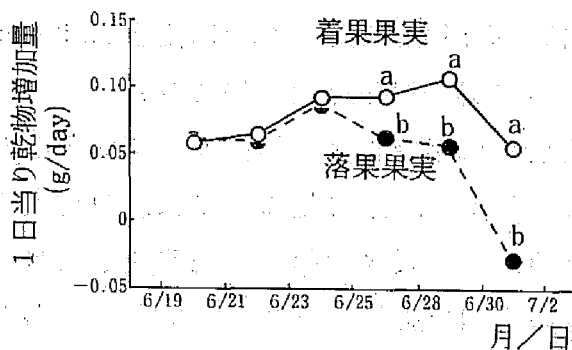


第10図 落果時期の異なる結果枝における果実への乾物分配率の経時的变化
図中の記号は第 3 図に示した。

果実への乾物分配率は受粉後3、4週目で50%以上となり、その後高い値を示した。しかし、S-6を除く落果果実では落果しなかった果実に比べ、落果1週間前の分配率は低い値を示した(第10図)。

1988年において、受粉5週間後の7月3、4日に落果した果実と落果しなかった果実の1日当り乾物増加量の推移を第11図に示した。落果した果実の乾物

増加量は落果しなかった果実に比べ、落果の約1週間前から有意に低い値を示し、落果3~4日前にはすでに果実の乾物重は増加しないことが認められた。



第11図 落果する果実と落果しない果実における1日当りの果実乾物増加量の経時的変化

異なる文字は5%水準で有意差のあることを示す。

第3節 考 察

カキの生理落果について梶浦(27, 28, 29, 30, 31)は詳細な研究を行っており、カキの落果は光線不足、1果あたりの葉面積の減少、果実と新梢との競合などによる同化産物の供給不足により生じると考えられるが、カキには単為結果性があるため落果現象を複雑にしていると述べている。また、果実への植物生長調節物質処理はカキの結実にも有効なことが認められる(20, 21)ものの、必ずしも一致した結果は得られておらず、ほかにさまざまな樹体要因や環境要因が落果発生に強く関与しているものと考えられる(49, 65)。一般に、照度の低下や着果過多、樹勢の旺盛な樹体で落果の多くなることが認められている(32, 46, 60)が、同化産物の蓄積量と落果との関係は明らかにされていない。本章では、同化産物の蓄積量を乾物重としてとらえ、まず結果枝各器官の乾物重や葉面積の推定を試み、つぎに乾物蓄積量と落果との関係を明らかにしようとした。

リンゴやカキでは新梢の乾物重を推定するために新梢長を説明変数として用いた報告(26, 51)があるが、カキでは枝の長さに対する枝の重さの違いが生理落

果と関係がある (49) と考えられるため、古川ら (11) がナシで用いた新梢長 \times (新梢中央部の直径)² を説明変数にするのがより適当と考え、これを用いたところ極めて高い相関係数が得られた。

葉面積は葉身長 \times 葉幅長を説明変数として高い精度で推定可能なことが認められた。しかし、葉の乾物重では、単位葉面積当りの乾物重が 7 月下旬まで増加するため、葉身長 \times 葉幅長の説明変数だけでは、葉が最終的な大きさに達した後の葉重の増加を把握することができず、各測定日ごとの回帰式を用いる必要性が認められた。

果実の乾物重を推定するために今回は説明変数として (横径)² \times 縦径 を用いたが、横径をさらに長径と短径に分けて測定することにより、長径 \times 短径 \times 縦径なども有力な説明変数と考えられた。予備的にこれらいくつかの説明変数を用いて相関係数を比較したところ、長径 \times 短径 \times 縦径が最も高く、次いで (横径)² \times 縦径であり、(横径)³ などはやや低かった。しかし、長径 \times 短径 \times 縦径では測定労力が多くかかり、(横径)² \times 縦径 でも十分に高い相関係数が得られたのでこれを説明変数として用いた。

これらの回帰式により各器官の乾物重や葉面積はいずれも高い精度で推定可能なことが認められ、同一結果枝の各器官の乾物重の増加量を非破壊的に連続的に測定する方法として極めて有効であると考えられた。

つぎに、これらの手法を用い結果枝における乾物蓄積量と生理落果との関係を明らかにしようとした。

カキの落果波相に関する梶浦 (27) や傍島 (66) の報告によれば、一般に 3 波相が認められるが、環境条件などによりその波相は変化すると指摘されている。本実験では、遮光の有無にかかわらず受粉後 4 週目をピークとする 1 波相しか認められなかったが、梶浦 (27) の自然状態における '富有' 有核果の波相とほぼ一致した。

光条件と落果との関係では、これまで照度の低下が落果を誘発する (29) とされており、結実の年次変動の主要因として日照条件が考えられている (33, 80)。本実験では、樹体全体を遮光すると落果率が著しく増加し、明らかに遮光の影響が認められた。しかし、落果の生じた結果枝の照度が落果の生じなかった結果枝に比べ有意に低かったのは対照区の 6 週目落果だけであり、他の結果枝ではいず

れも有意差が認められなかった。この結果は、個々の果実の落果の直接的な原因が必ずしもその結果枝の照度の低下によるものではないことを示している。従って、ガクと果肉間のオーキシン濃度勾配の大きいことが落果の直接的な原因であるという説(69)では、果肉のオーキシン濃度の低下が照度の低下に起因しているので、この説は個々の果実の落果には当てはまらないと考えられた。一方、藤村(6)は樹体全体を遮光するのに比べ結果母枝だけを遮光すると落果が遅れるのは、他の枝からの同化産物の供給があるためとしている。このように、光条件は間接的な要因であり、樹体全体を遮光することにより全体としての同化産物の供給量が低下し、各器官の同化産物の競合が激しくなるため、その結果として落果が多くなると考えられる。本実験において、結果枝の照度がほぼ一様に低いにもかかわらず落果するものや落果しないものがみられるのは、同化産物の競合関係にある果実への転流量の多少が関与しているためと推察された。

生理落果の誘導が落果前のどの時期に起こっているかを明らかにすることは重要である。これまで、カキの生理落果の研究では極端な遮光処理(6)や環状剥皮処理(70)により人為的に落果を誘発させており、その結果処理後それぞれ3～5日および2～4日で落果が発生すると報告されている。しかし、自然状態の生理落果を調査した本結果では、遮光の有無や落果時期の違いにかかわらず落果が発生する1週間前に果実の発育が低下しており、この時すでに落果が誘導されていると考えられた。また、果実発育の低下が認められてから3～4日後には果実発育が停止しており、この時、果実の正常な生理機能は著しく損なわれているように思われた。さらに、果実発育が停止してから落果までは3～4日を要した。

3～4日という日数は極端な遮光(6)や環状剥皮(70)などの人為的落果誘発処理から落果発生にいたる日数とほぼ一致しており、この間に果実が離脱するための生理的変化が生じているものと思われた。最近、寿松木(68)は‘平核無’で果実の肥大経過を調査し、落果する果実では落果5～6日前に果径肥大に変化の生じることを認めており、カキでは有核品種や無核品種の違いにかかわらず落果に至る経過はほぼ同様であると思われた。しかし、リンゴでは果実発育が停止してから落果に至るまで7日間前後を要しており(18)、樹種の違いによりこの期間が異なるのかも知れない。

結果枝の乾物蓄積量についてみてみると、枝葉乾物増加量は遮光の有無にかか

わらずいずれも受粉後 2、3 週目および 6、7 週目に多かった。葉の乾物増加量は枝葉乾物増加量とほぼ同様な推移を示し、葉の乾物増加量が枝葉乾物増加量の 70% 前後を占めていたことから、この時期の結果枝の栄養生長は葉の乾物蓄積に依存していることが明らかとなった。さらに、葉面積の増加量は受粉後 2、3 週目では大きく、受粉後 6、7 週目では極めて小さいので、葉の乾物増加は、受粉後 2、3 週目では葉面積の拡大によるものであり、受粉後 6、7 週目では単位葉面積あたりの乾物蓄積量の増大によるものであると考えられた。また、結果枝乾物増加量は受粉後 4 週目で低下したが、落果の生じない結果枝ではその後増加することや、果実の乾物分配率は受粉後 3、4 週目に 50% を越え、その後も高い値で推移することが認められた。これらのことから、結果枝全体における主要な乾物蓄積器官は、受粉後 2、3 週目までは枝葉であるが、受粉後 3、4 週目からは果実へと転換することが明らかとなった。さらに、落果の生じた結果枝では果実、葉および結果枝の乾物増加量にそれぞれ特徴が認められたが、落果の生じなかった結果枝では、受粉後 5 週目までいずれも対照区と遮光区との間に差が認められず、遮光条件下でも落果しない結果枝は自然条件下とほぼ同様な乾物蓄積を行うと考えられた。

受粉後 3、4 週目に落果の生じた結果枝は遅くまで新梢生長を続けており、結果枝乾物増加量も落果しなかった結果枝に比べて多く、枝葉の発育が旺盛な結果枝の落果は受粉後比較的早い時期に生じることが明らかとなった。カキの無核品種では、落果する時期に新梢生長が続いている枝で落果が多いといわれており (32)、有核品種である‘富有’でも無核品種とほぼ同様なことが認められた。ブドウでは新梢生長が旺盛な結果枝では花振るいや無核果の着粒が多く、その要因の一つとして胚のうの発達異常があげられている (57, 73)。カキにおいても種子数は落果と関係のあることが認められており (28)、栄養生長が旺盛な結果枝で胚のうの発育異常が生じていれば、このことが落果を助長しているかも知れない。また、強摘心処理により新梢が二次伸長すると落果が誘発されるため、新梢と果実間の同化産物の競合も落果発生の一因であろうとされている (31)。さらに、リンゴにおいても、高温による新梢生長の促進が落果発生を助長するという報告 (37, 43) があり、活発な栄養生長と果実発育との間の養分競合により落果が誘発されることが指摘されている。本実験においても、受粉後 3、4 週目に落果の生

じた結果枝では果実発育の低下が認められた落果 1週間前の枝葉乾物増加量が、落果の生じなかった結果枝に比べ有意に多いことから、この時期の落果は枝葉と果実間の同化産物の競合によるものと考えられた。

一方、それ以外の時期の落果では遮光の有無にかかわらず、枝葉の乾物増加量の様式は落果の生じなかったものとほとんど変わらず、結果枝内の枝葉と果実間のみならず果実と結果枝外のsink器官との間にも同化産物の競合関係の存在することが示唆された。とくに、受粉後 4週目以降では結果枝の乾物蓄積器官が枝葉から果実へと転換するため、枝葉と果実間よりも果実間同士の競合が激しくなると推察され、この時期の落果はおもに種子数の違いなどによる果実間の同化産物の競合により生じるものと考えられた。

第 4 節 摘 要

カキ‘富有’について同化産物蓄積の指標として乾物重をとらえ、結果枝内の各器官の乾物重や葉面積を非破壊的に推定する方法を検討し、自然栽培条件下と遮光条件下における結果枝の乾物蓄積量や各器官への乾物分配の実態を明らかにした。さらに、生理落果の誘導期間を推定し、生理落果発生の要因について検討した。

1. 果実の乾物重は(横径)²×縦径を、新梢及び 2年生枝の乾物重は枝長×(枝中央部の直径)²を、葉の乾物重及び葉面積は葉身長×葉幅長をそれぞれ説明変数とすると、いずれも相関係数が極めて高い単回帰式が得られ、結果枝各器官の乾物重や葉面積は非破壊的に高い精度で推定可能と考えられた。

2. 落果波相は対照区、遮光区とも受粉後 4週目をピークとする 1波相を示した。落果は遮光区が対照区に比べ多かったが、結果枝の相対照度と落果発生との間に一定の関係は認められず、照度の低下が落果発生の直接的な要因ではないと考えられた。

3. 落果時期の違いや遮光の有無にかかわらず、落果果実の発育は落果 1週間前にすでに低下していることが認められた。また、落果 3～4日前には果実発育は停止することが認められたので、生理落果は落果 1週間前にはすでに誘導されていると考えられ、落果前 3～4日間は果実が離脱過程に要する期間と推定された。

4. 結果枝の乾物蓄積は受粉後 3 週目まではおもに枝葉部位で行われており、その後果実が主要な乾物蓄積部位へと転換することが明らかとなった。また、枝葉の乾物蓄積はおもに葉で行われており、受粉後 2、3 週目までは葉面積の拡大により、受粉後 6、7 週目では単位葉面積あたりの乾物蓄積量の増大により葉の乾物蓄積量が増加すると考えられた。

5. 対照区、遮光区とも受粉後 3、4 週目までに落果の認められた結果枝では、落果 1 週間前の落果誘導時期に枝葉乾物増加量が多く、この落果は果実と枝葉間の同化産物の競合によるものと考えられた。それ以後の落果は主要な乾物蓄積部位が果実へと転換した後に生じており、また果実と枝葉間の同化産物の競合は認められなかったので、これらの落果はおもに果実間の競合によるものと推察された。

第2章 無核果実の結実に及ぼす要因について

前章において、受粉果実の落果は照度の低下が直接的な要因ではないことが認められ、同化産物の競合が落果発生の要因である可能性が推定された。‘富有’は単為結果力の低い品種（28, 80）と考えられているが、花粉遮断果実は条件により落果が少なくなることもあり（28）、年次により高い結実率を示すこと（80）も認められている。また、ジベレリンによるカキの単為結果誘起の効果は環境や年次などにより大きく変動すること（49, 65）も認められている。そこで、本章では花粉遮断果実と受粉果実について、結果枝長の違いや環状剥皮処理及び樹体の違いが結実に及ぼす影響を調査し、無核果実の結実に及ぼす要因を明らかにしようとした。さらに、ジベレリン処理による単為結果誘起が不安定な原因についても検討し、無核果実の結実機作について推察した。

第1節 結果枝長の相違および環状剥皮処理が無核果実の結実に及ぼす影響

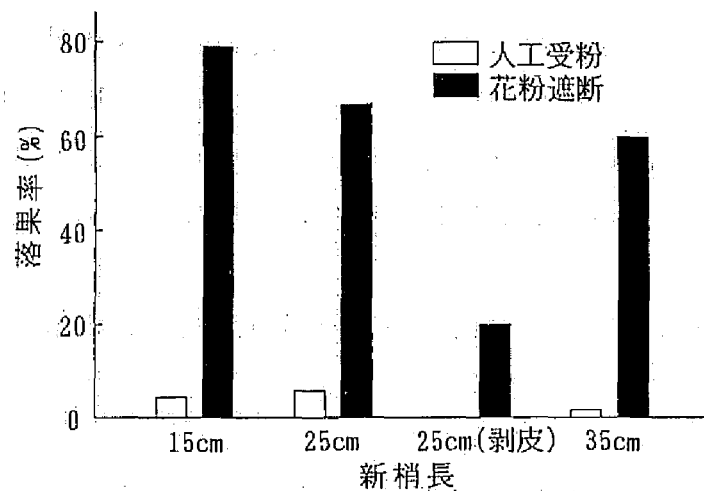
材料および方法

実験は1988年、京都大学農学部附属農場植栽の54年生‘富有’24樹（A樹～X樹）を用いて行った。開花3～5日前に各樹とも15および35cmの結果枝を各10本、25cmの結果枝を20本それぞれ選び、いずれの結果枝も1結果枝1蕾として小袋をかけた。25cmの結果枝のうち10本には結果枝基部に幅5mmの環状剥皮処理を行った。24樹のうちA樹からL樹までの12樹の小袋をかけた花には開花期に‘禅寺丸’花粉を用いて人工受粉を行い、他の12樹（M樹～X樹）の小袋をかけた花はそのまま花粉遮断とした。小袋をかけなかった花はすべて放任受粉とした。開花後1週間ごとに落果調査を行い、8月1日に残存する受粉および花粉遮断果実をすべて採取して種子数を調査した。

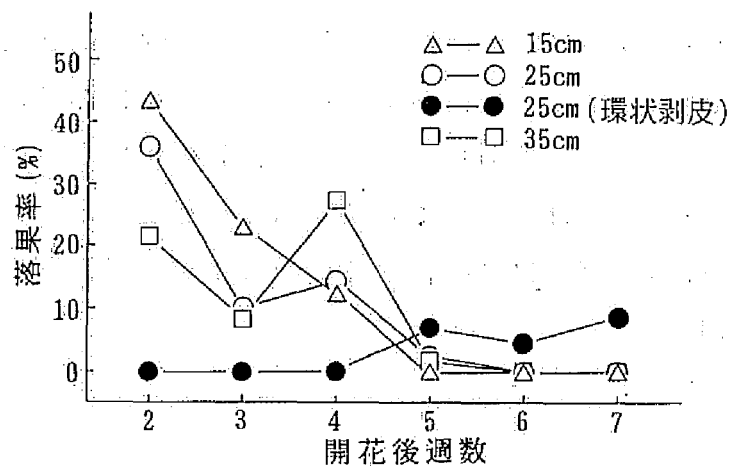
結果

開花7週間後の累積落果率を第12図に示した。花粉遮断果実ではほぼ60%から80%の落果が認められたが、環状剥皮処理により落果率は約20%に低下し、環状剥皮処理は単為結果力を高める効果が認められた。受粉果実では結果枝長の違い

にかかわらず落果がほとんど認められず、いずれも6%以下であった。花粉遮断果実の落果波相を第13図に示した。結果枝長の違いにより花粉遮断果実の落果の様相は異なり、結果枝長の短いものでは早くから多くの果実が落果したが、結果枝長の長いものでは初期の落果は比較的少なく、開花後4週目に落果のピークが見られた。一方、環状剥皮処理では開花後4週目までは落果が認められず、その後やや落果がみられた。



第12図 開花 7週間後における累積落果率



第13図 結果枝長の違いや環状剥皮処理が花粉遮断果実の落果波相に及ぼす影響

第4表 結果枝長の違いや環状剥皮処理の有無が人工受粉果実の種子数に及ぼす影響

結果枝長 (cm)	処理	種子数 ²
15	—	4.8
25	—	5.4
25	環状剥皮	5.2
35	—	5.0

² 5%水準で有意差なし。

第5表 樹体ごとの人工受粉果実の種子数

樹体記号	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
平均種子数 (1果当り)	5.3 abc ²	6.1 a	5.3 abc	4.9 bc	5.6 ab	5.3 abc	4.4 cd	4.7 bc	5.2 abc	3.7 d	5.6 ab	6.2 a

² 異なる文字は5%水準で有意差のあることを示す。

受粉果実の種子数は、結果枝長の違いや環状剥皮処理による差は認められず、いずれも1果実あたり5個前後の種子を形成していた(第4表)。しかし、樹体の違いにより受粉果実の種子数には有意な差が認められ(第5表)、種子数が最も多かったのはL樹の6.2個であり、最も少なかったのはJ樹の3.7個で両者に2.5個の差が認められた。

第2節 花粉遮断処理果実の結実に及ぼす有核果実の影響

前節において、結果枝長の違いは無核果実の結実に顕著な影響を及ぼすことがなかったが、樹体の違いにより受粉果実の種子数には差が認められた。そこで本節では、樹体の違いによる無核果実の結実を調べるとともに、無核果実が着生する樹体の放任受粉果実の種子数を調査し、無核果実の結実に及ぼす有核果実の影

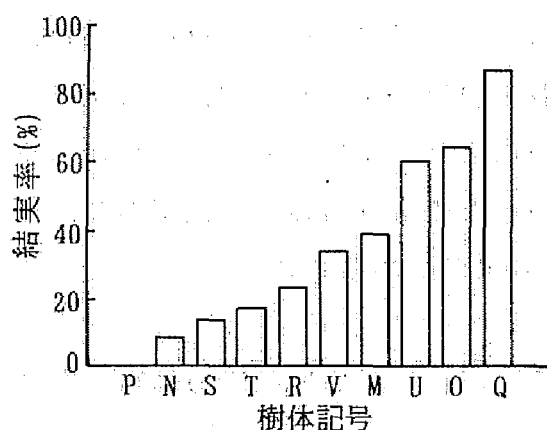
響を明らかにしようとした。また、樹体の違いにより種子数が異なる要因についても検討した。

材料および方法

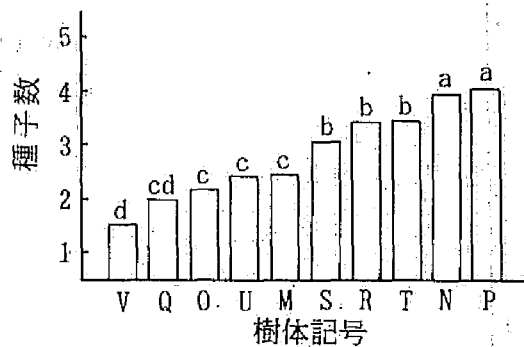
前節において花粉遮断処理を行った M 樹から V 樹の 10 樹について、樹体別に花粉遮断果実の結実率を調査するとともに、1988 年 7 月 20 日に各樹から放任受粉した果実を約 100 果ずつ採取し種子数を調査した。また、実験を行った‘富有’圃場に混植されている雄花着生品種‘久保’と各樹との距離を測定し、受粉樹からの距離と放任受粉果実の種子数との関係を調べた。さらに、落葉後各樹とも無作為に 100 本の新梢を選んで新梢長を測定し、種子形成との関係を調べた。

結果

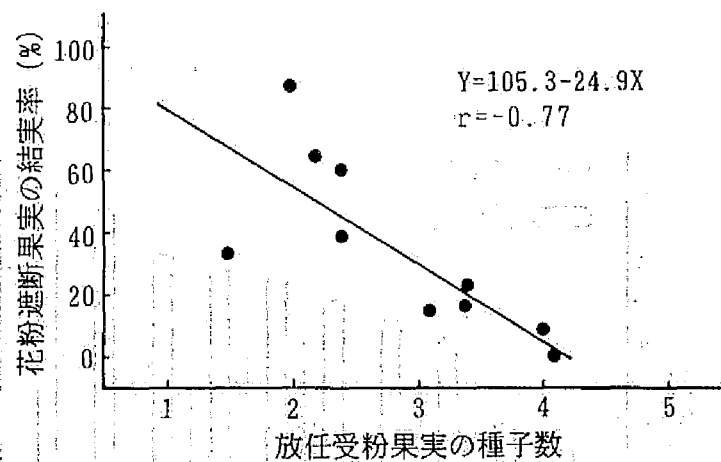
花粉遮断果実（無核果）の結実率は P 樹の 0% から Q 樹の 86.5% まで大きく変動し、樹体の違いにより単為結果力が大きく異なることが明らかとなった（第 14 図）。一方、放任受粉果実の種子数も V 樹の 1.5 個から P 樹の 4.1 個まで変動し、樹体の違いにより有意な差が認められた（第 15 図）。これらの結果から、放任受粉果実の種子数が少ない樹ほど花粉遮断果実の結実率が高まる傾向がみられたので、両者の関係を明らかにするために単回帰分析を行った。その結果、花粉遮断果実の結実率と放任受粉果実の種子数との間には、相関係数 $r = -0.77$ という高い負の相関が認められた（第 16 図）。このことから、無核果実の結実は、樹体内の他の果実の種子数の影響を強く受けることが明らかとなった。



第14図 樹体ごとの花粉遮断果実（無核果）の結実率

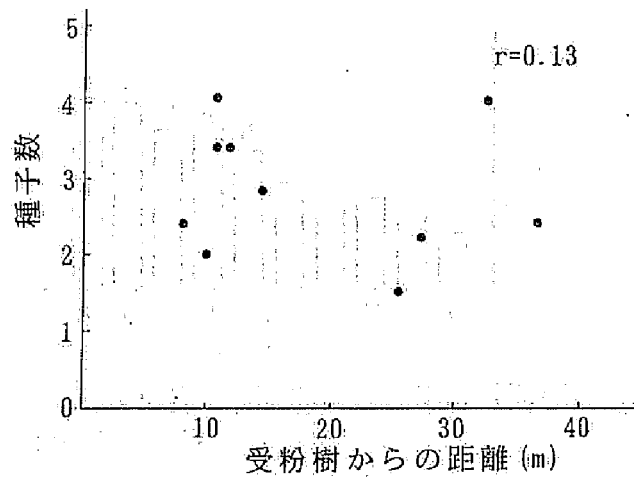


第15図 樹体ごとの放任受粉果実の種子数
異なる文字は 5%水準で有意差のあることを示す。

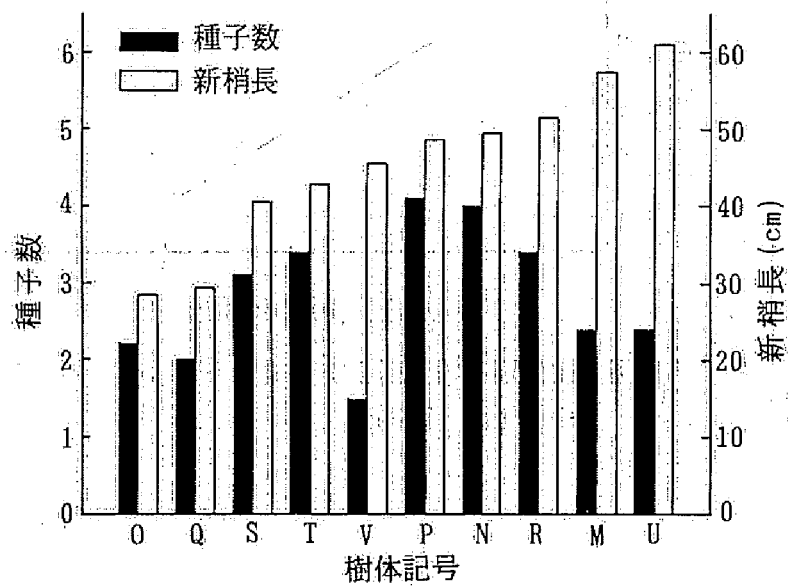


第16図 樹体別花粉遮断果実の結実率と放任受粉果実の種子数との関係

放任受粉果実の種子数と受粉樹からの距離との間には相関は認められなかった (第17図)。しかし、新梢生長が旺盛な樹体や新梢生長の劣る樹体では種子形成が低下する傾向がうかがわれた (第18図)。



第17図 放任受粉果実の種子数と受粉樹からの距離との関係



第18図 樹体別平均新梢長と放任受粉果実の種子数

第3節 ジベレリン処理果実の結実に及ぼす受粉果実の影響

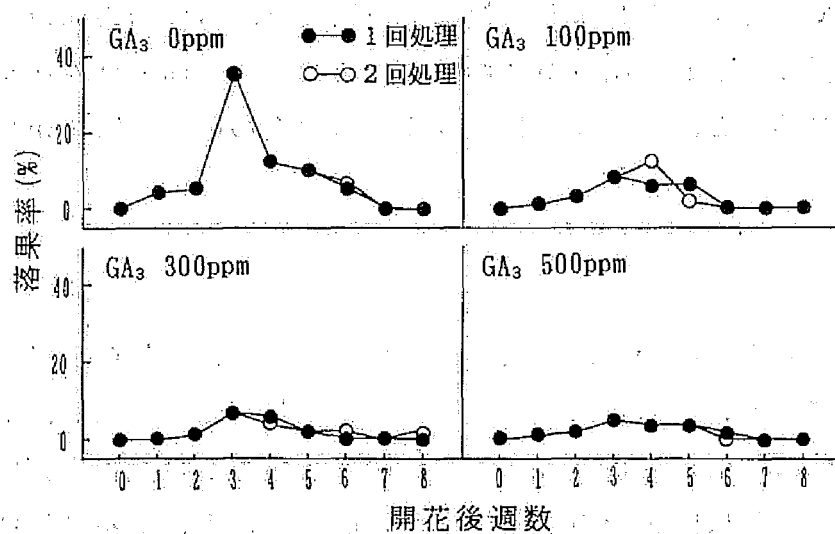
前節において、花粉遮断による無核果実の結実は、樹体内の他の果実の種子数の影響を強く受けることが明らかとなった。そこで、本節ではジベレリン処理による無核果実の結実と、その効果に及ぼす有核果実の影響を明らかにしようとした。

材料および方法

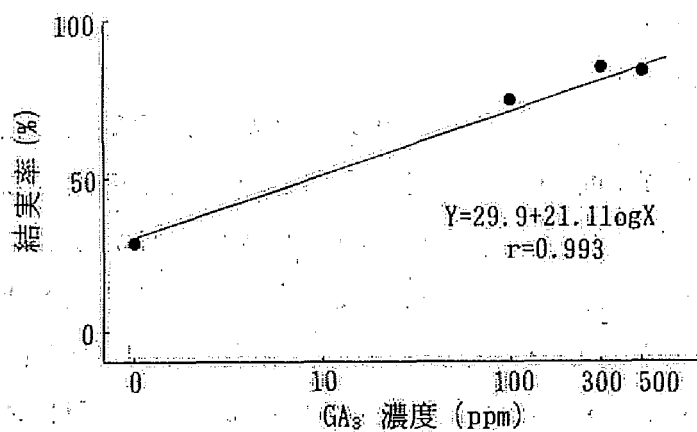
実験は京都府立大学農学部附属農場植栽の20年生‘富有’4樹（A樹～D樹）を用いて1989年に行った。開花前にいずれも1結果枝1蕾に摘蕾し、A、B樹についてはすべての蕾に、C、D樹はそれぞれ100蕾に小袋をかけ花粉を遮断した。ジベレリン（ GA_3 ）処理は開花期の1回処理区と開花期および開花3週間後の2回処理区を設け、 GA_3 を含んだ50%エタノール溶液を用い、花粉遮断した花および単為結果した幼果に筆で塗布した。A、B樹は GA_3 0、100、300および500ppmを、C、D樹は300ppmを各区50花ずつ処理した。花粉遮断していないすべての花に対して、C樹では開花期に‘禅寺丸’花粉を人工受粉し、D樹は放任受粉とした。開花後1週間ごとに処理果実の落果調査を行い、8月3日にC樹およびD樹の受粉果実と放任受粉果実をそれぞれ50果ずつ採取し、種子数を調査した。

結果

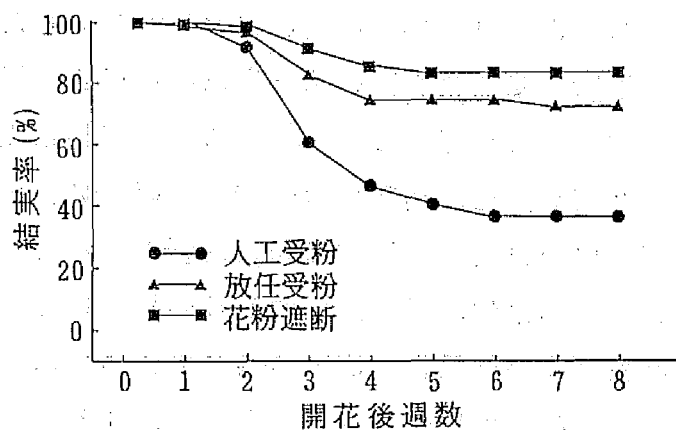
花粉遮断樹（A、B樹）におけるジベレリン（ GA_3 ）処理果実の落果波相を第19図に示した。対照区（ GA_3 0ppm）では開花後4週目で落果の大きなピークが認められ、結実率は低かった。しかし、開花期の GA_3 処理ではいずれも単為結果を促進する効果が認められ、とくに GA_3 300および500ppmでは落果が少なく、いずれも80%以上の高い結実率を示した。そのためか、開花期および開花3週間後の GA_3 2回処理の効果は現われなかった。花粉遮断樹の GA_3 1回処理における GA_3 濃度と結実率との関係を調べるために単回帰分析を行ったところ、相関係数 $r=0.993$ の極めて高い直線関係が認められた（第20図）。



第19図 ジベレリン濃度と処理回数の違いが落果波相に及ぼす影響



第20図 花粉遮断樹におけるジベレリン濃度と結実率との関係



第21図 人工受粉樹、放任受粉樹および花粉遮断樹における GA_3 300ppm 処理した無核果実の結実率の経時的変化

花粉遮断樹 (A、B樹)、人工受粉樹 (C樹) および放任受粉樹 (D樹) における GA_3 300ppm を処理した無核果実の結実率の推移を第21図に示した。人工受粉果実および放任受粉果実の平均種子数 \pm SE は、それぞれ 3.3 ± 1.1 個および 1.7 ± 1.3 個であった。GA 処理した無核果実の結実率は花粉遮断樹で 80% 以上と高く、放任受粉樹では 70% 以上を示し、花粉遮断樹よりやや低いものの比較的高かった。しかし、人工受粉樹では受粉後 3 週目に多くの果実が落果して結実率が著しく低下し、最終的な結実率は 40% 以下であった。このように、ジベレリン処理による無核果実の結実も樹体内の他の果実の種子数の影響を強く受けることが推定された。

第4節 考察

梶浦 (28) はカキの単為結果力と種子形成力を品種ごとに調査し、これらが品種により大きく異なることを認め、単為結果力や種子形成力は遺伝的な品種特性であることを示し、‘富有’は単為結果力が弱く種子形成力の強い品種に分類した。山田 (80) も、カキの結実性に関する品種間差異を種子形成力と単為結果力の遺伝的な特性の差異としてとらえ、結実性の年次変動は品種により大小があるものの、品種群全体としては平行移動的に変動することを示した。このように、カキの単為結果性は遺伝的な特性と考えられており、単為結果力の弱い‘富有’では無核果実の多くが落果するので、結実を高めるためには人工受粉を行い種子

数を多くする必要がある(28, 49, 60, 65, 66, 80)と考えられてきた。しかし、本実験の結果では花粉遮断した無核果実の結実率は樹体により異なり、0%から86.5%まで大きく変動することが認められた。さらに、無核果実の結実率と樹体内の他の果実の種子数との間には、相関係数 $r=-0.77$ の高い負の相関関係が認められ、無核果実の結実是他の果実の種子数に強く影響されることが明らかとなった。このことはカキの単為結果性が種子形成力と連動していることを示しており、有核品種に比べ無核品種で単為結果性が高いのはこのためであろうと思われた。しかし、種子形成力の強い品種では、多くの種子を形成することにより無核果実の結実が妨げられるため、単為結果性は低いという現象を示すが、種子形成を阻害することにより多くの無核果実が結実することから、梶浦(28)の示したカキにおける単為結果力の品種間差異は、必ずしも遺伝的な品種特性によるものではないように思われた。

第1章では、新梢生長が旺盛な結果枝で落果が多くみられ、果実と枝葉間の同化産物の競合により落果が生じることが認められた。しかし、本実験では結果枝長の違いにかかわらず、受粉果実はいずれも高い結実率を示した。その理由として、今回の実験では開花後旺盛な伸長を続けている結果枝はほとんどみられず、いずれも開花期にはほぼ伸長を停止していたためと考えられた。新梢伸長の停止時期は新梢長の違いによる差はほとんどなく、極端に徒長した枝を除けばいずれも萌芽後1カ月あまりで伸長を停止するため(18)、果実と枝葉間の同化産物の競合による落果は通常あまり生じないと考えられた。これに対し花粉遮断果実ではいずれも落果が多く、最も落果が多かったのは結果枝長の短いものであり、とくに開花後3週目までの早い時期の落果が多かった。結果枝長の長いものでは早い時期の落果は比較的少なかったが、開花後4週目で落果のピークがみられた。無核果実の結実是他の果実の種子数に強く影響されるため、これら花粉遮断果実の落果は他の有核果実との競合によるものと考えられ、短い結果枝では同化産物の供給量が少ないので早くから多くの果実が落果したものと推察された。また、長い結果枝では同化産物の供給量が比較的多いので早い時期の落果はやや少ないが、第1章で示したように、開花3、4週目には果実が乾物蓄積の主要な器官となり、その蓄積量も増加するため、他の有核果実との同化産物の競合がさらに激しくなって開花後4週目に落果のピークが生じたものと推察された。

環状剥皮処理が無核果実の結実率を高めることはすでに知られており (30)、本結果でも、環状剥皮処理により開花後 4 週目までは無核果実の落果がまったくみられず、明らかに単為結果が促されることが認められた。しかし、開花後 5 週目からは落果が発生し、比較的遅くまで落果がみられた。一方、結果枝の剥皮部は開花後 4 週目頃から癒合し始め、開花後 6 週目ではほとんどの結果枝で剥皮部の癒合が観察された。環状剥皮処理により無核果実の結実が促進される理由として、同化産物の蓄積量が増すこと (30) やジベレリンが多くなる (16) ことが考えられている。しかし、無核果実の結実は他の果実の種子数に強く影響を受けるので、同化産物の蓄積量やジベレリン含量が多くなったとしても、落果が極めて多い時期に無核果実の落果がいくらかは生じると思われる。また、同化産物の蓄積量が多いとみられる長い結果枝でも無核果実の落果が多く、有核果実が混在する樹体では花粉遮断した花にジベレリン処理を行っても比較的多く落果がみられることから、同化産物の蓄積量やジベレリン含量だけではうまく説明できないように思われる。そこで、環状剥皮処理により無核果実の結実率が高まる理由として、無核果実と他の結果枝の果実との競合関係が遮断されることが考えられ、開花後 5 週目から落果がみられたのは、剥皮部の癒合により他の結果枝の果実との競合関係が生じたためと考えられた。

植物ホルモンが結実や果実発育に重要な役割を果たしている (2) ことは広く認められており、ジベレリンはリンゴ、モモ、ナシ、ブドウおよびカンキツなど多くの果樹で単為結果を誘起する作用が優れた物質であることが知られている (3, 5, 47, 50)。カキにおいてもジベレリンは単為結果誘起に優れていることが認められている (20, 21) が、その効果は年次や栽培環境および品種の違いなどで大きく変動する (49, 65)。単為結果誘起に関して、オーキシンの結実促進効果はジベレリンに比べて低い (2) もの、ジベレリンがオーキシンの生成を誘導し (25)、そのオーキシンが落果を抑制すると考えられている (38)。一方、ジベレリンが果実の sink 力を高めるともいわれており (59)、ジベレリン処理によりカンキツ果実への ^{14}C 転流量が増加すること (58) や、モモ果実の sink 活性が高まること (67) が報告されている。本実験の結果でも、ジベレリンは無核果実の結実を促進することが認められ、とくに、花粉遮断樹ではジベレリン処理濃度と無核果実の結実率との間には極めて高い相関 ($r = 0.993$) が認められた。し

かし、ジベレリンの処理濃度が同じでも人工受粉を行った樹体では花粉遮断を行った樹体に比べ、ジベレリンを処理した無核果実の結実率は著しく低下することが明らかとなった。このことは、カキの内生ジベレリン含量が結実の直接的な要因でないことを示しており、もしGA₃処理により内生オーキシシン含量が増加する(65)としても、内生オーキシシン含量もまた落果の直接的な原因ではないことを示唆している。Goldwin (14, 15) はリンゴにおいて、受粉が極めて不十分なときに単為結果が生じるので、単為結果の重要な要因は有核果実との競合であることを報告しており、これはカキにおいて無核果実の結実が他の果実の種子数に強く影響されるという本実験の結果と一致している。このことに関連して、霜害に会ったリンゴやセイヨウナシにGA₃を処理すると単為結果が誘起される(38)ことも、胚珠が枯死するため有核果実が存在しないということが大きな要因になっているのかも知れない。これらのことから、無核果実の結実は競合関係にある他の果実との相対的なsink力の差に起因していることが示唆された。すなわち、ジベレリン処理により果実のsink力が高まり結実は促進されるが、ジベレリン処理果実と競合関係にある有核果実のsink力がジベレリン処理果実のsink力に比べかなり強ければジベレリン処理果実は落果し、ジベレリン処理による結実促進効果は認められなくなると推定された。ジベレリン処理果実と競合関係にある果実のsink力は、種子数の違いなどで大きく変動すると思われるため、このことがジベレリン処理による単為結果誘起の効果を不安定にしていると考えられた。

以上より、カキの単為結果性は必ずしも遺伝的な品種固有の特性ではないようであり、無核果実の結実に及ぼす最も重要な要因は果実間の同化産物の競合であると考えられ、無核果実と競合関係にある他の果実のsink力と無核果実のsink力との相対的な差により無核果実の結実が制御されていると推察された。また、このことがジベレリン処理による無核果実の結実が不安定となる原因と考えられ、ホルモン処理を行わなくても果実間の競合、つまりsink力の差を小さくすることにより無核果実の生産が可能であることが示唆された。

第5節 摘 要

花粉遮断およびジベレリン処理による無核果実の結実に及ぼす要因を明らかに

し、無核果実の結実と同化産物の競合との関係を検討した。

1. 花粉遮断した無核果実の結実率は樹体により異なり、0%から86.5%まで大きく変動することが認められ、無核果実の結実率と他の果実の種子数との間に高い負の相関 ($r = -0.77$) が認められた。このことから、無核果実の結実是他の果実の種子数に強く影響されることが明らかとなり、カキの単為結果性は必ずしも遺伝的な品種特性ではないことが示唆された。

2. 人工受粉果実の種子数は結果枝長の違いや環状剥皮処理の有無による差は認められず、樹体の違いによる差が認められた。放任受粉果実でも樹体の違いにより種子数に差が認められたが、受粉樹からの距離と放任受粉果実の種子数との間には有意な相関が認められなかった。しかし、新梢生長の旺盛な樹体や劣る樹体では種子形成が妨げられる傾向がみられ、樹体要因が種子形成に関与していると思われる。

3. 受粉果実は結果枝長の違いにかかわらずいずれも落果が少なかった。花粉遮断果実は、短い結果枝で早い時期から落果が多く、長い結果枝では早い時期の落果がやや少ないものの開花後4週目で落果が多かった。無核果実の結実是他の果実の種子数に強く影響を受けることや、開花後3週間目頃から果実が乾物蓄積の主要器官となることから、無核果実の落果はおもに果実間の同化産物の競合によるものと考えられた。

4. 環状剥皮処理により開花後4週目まで無核果実の落果はみられず、環状剥皮処理が無核果実の結実を促進する効果が認められた。剥皮部の癒合は開花後4週間目頃から観察され、落果は開花後5週目からみられた。このことから、環状剥皮処理により無核果実の結実が促進されるのはおもに果実間の競合関係が遮断されるためと考えられた。

5. 花粉遮断を行った樹体では、ジベレリン濃度と無核果実の結実率との間には極めて高い相関 ($r = 0.993$) が認められた。しかし、同じ濃度のジベレリン処理にもかかわらず、ジベレリン処理無核果実の結実率は花粉遮断した樹体に比べ人工受粉を行った樹体で著しく低かった。このことから、ジベレリン処理による単為結果誘起の効果が変動するのは競合関係にある他の果実の種子数が異なるためであろうと推察され、無核果実の結実は、競合関係にある他の果実との相対的なsink力の差に起因していることが示唆された。

第3章 単為結果性と無核果実の発育に及ぼす受粉果実の影響

カキの単為結果性は遺伝的な特性であり、‘富有’は単為結果力が弱く、‘平核無’は単為結果力が強い品種とされている(28, 80)。また、‘富有’は種子形成力が強い(28)ため、人工受粉による種子形成が結実安定には必要な条件とされてきた(27, 28, 49, 60, 65, 66)。「平核無」は無核品種であるものの受精後種子の発育が停止する偽単為結果性が認められ、‘平核無’も人工受粉が結実に有効である(62)とされている。

しかし第2章では、‘富有’の花粉遮断果実が高い結実率を示す場合が認められ、‘富有’無核果実の結実は他の果実の種子数に強く影響を受けることが明らかとなり、無核果実の落果は果実間の同化産物の競合によるものと推定された。

そこで本章では、‘富有’の単為結果に及ぼす受粉果実の影響を結果枝、結果母枝、主枝および樹体ごとに調査するとともに、単為結実果の発育に及ぼす受粉果実の影響も調査し、単為結果性および無核果実の発育と果実間の同化産物の競合との関係を明らかにしようとした。また、‘富有’と‘平核無’の単為結果に及ぼす受粉果実の影響を比較し、単為結果性に関する両品種の差異や遺伝的特性についても検討した。

第1節 結果枝単位での単為結果性と無核果実の発育に及ぼす受粉果実の影響

第1項 ‘富有’の同一結果枝上における受粉果実の有無が単為結果性に及ぼす影響

材料および方法

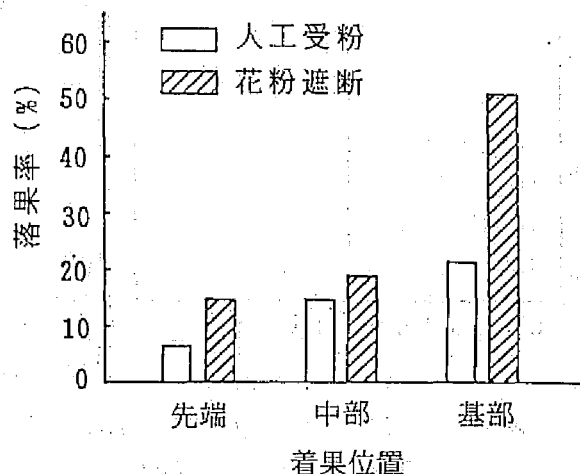
1989年、京都府立大学附属農場植栽の20年生‘富有’を用いて実験を行った。開花前に25～35cmの結果枝を250本選び、結果枝上の遅れ花を摘除した後、最も先端にある花蕾、最も基部にある花蕾および中央部の花蕾を残すように摘蕾して1結果枝3蕾に小袋をかけた。それぞれの花蕾を先端、中部、基部として、人工受粉(P)および花粉遮断(N)の組合せにより(PN処理)、全受粉(PPP)、先端花粉遮断(NPP)、中部受粉(NPN)、基部受粉(NNP)および全花粉遮断

(NNN)の5区を設けた。開花期(6月3日)に‘禪寺丸’花粉を用いて人工受粉を行うとともに、いずれも結果枝基部に環状剥皮処理を行った。落果調査は開花後から、早期落果がほぼ終了する開花6週間後まで1週間ごとに行った。7月20日に結果枝長を測定するとともに、結実果実を採取して果実新鮮重と種子数を調査した。

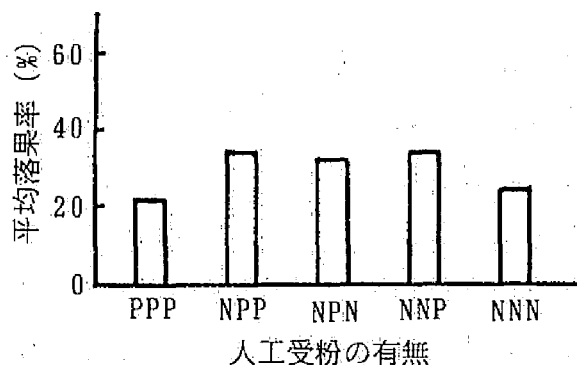
結果

人工受粉の有無と着果位置が落果に及ぼす影響を第22図に示した。人工受粉では先端果実で種子数は少なかったものの落果は少なく、花粉遮断では基部果実で落果が多かった。しかし、花粉遮断でも先端および中部果実の落果は少なく、受粉果実の中部および基部果実の落果率とほぼ同程度であった。

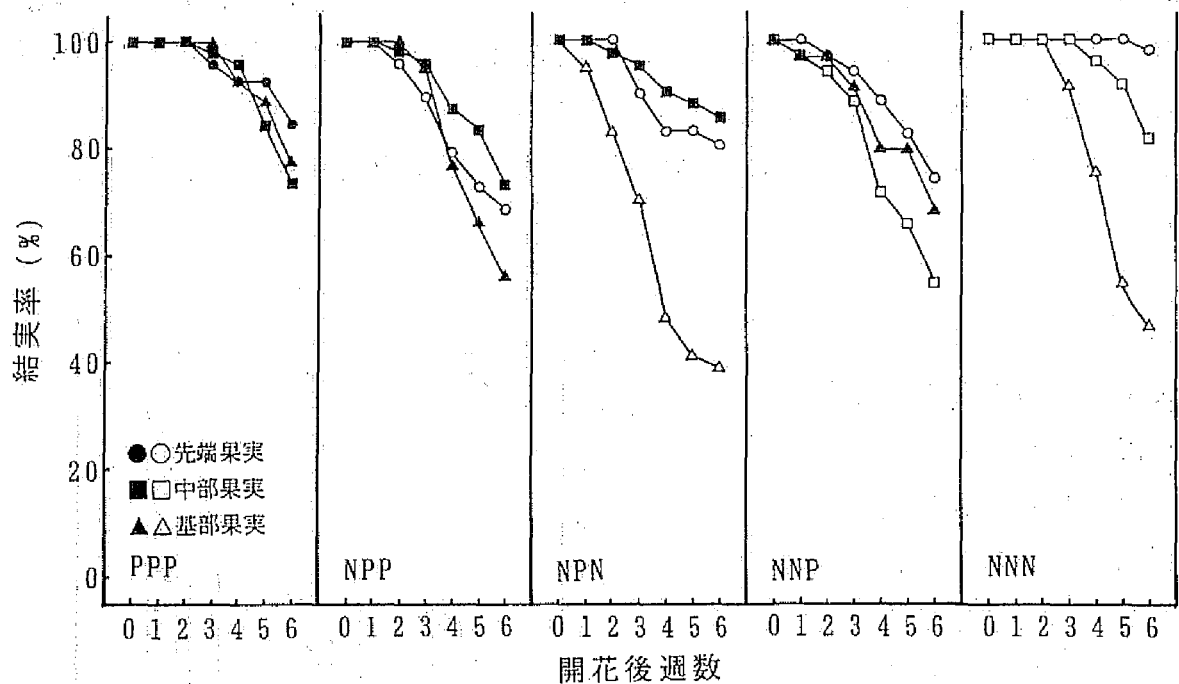
人工受粉および花粉遮断の組合せ(PN処理)による結果枝の落果はPPP区やNNN区で少なく、人工受粉と花粉遮断果実が混在する結果枝では多かった(第23図)。PN処理の各区における着果位置別の結実率の推移を第24図に示した。NNN区では先端果実の結実は極めて優



第22図 ‘富有’結果枝における受粉の有無と着果位置が落果に及ぼす影響(1989)



第23図 ‘富有’結果枝における着果位置別の人工受粉と花粉遮断の組合せ処理(PN処理)が落果に及ぼす影響(1989)
PPP;全人工受粉、NPP;先端花粉遮断、
NPN;中部人工受粉、NNP;基部人工受粉、
NNN;全花粉遮断



第24図 ‘富有’ 結果枝におけるPN処理と着果位置が結実に及ぼす影響 (1989)

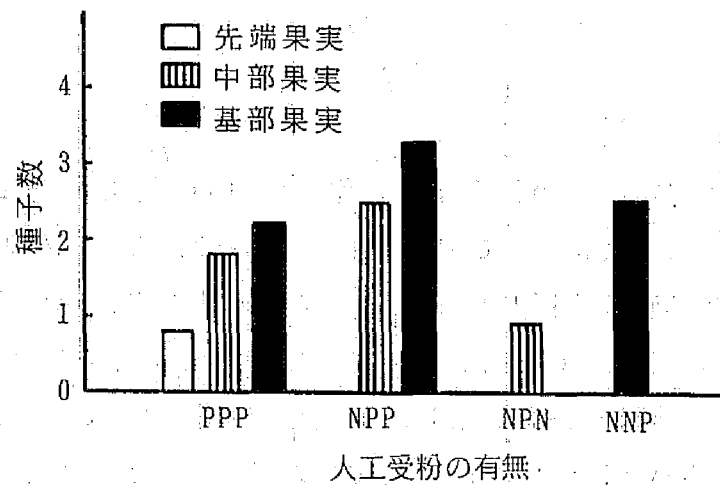
PPP; 全人工受粉、NPP; 先端花粉遮断、NPN; 中部人工受粉、

NNP; 基部人工受粉、NNN; 全花粉遮断

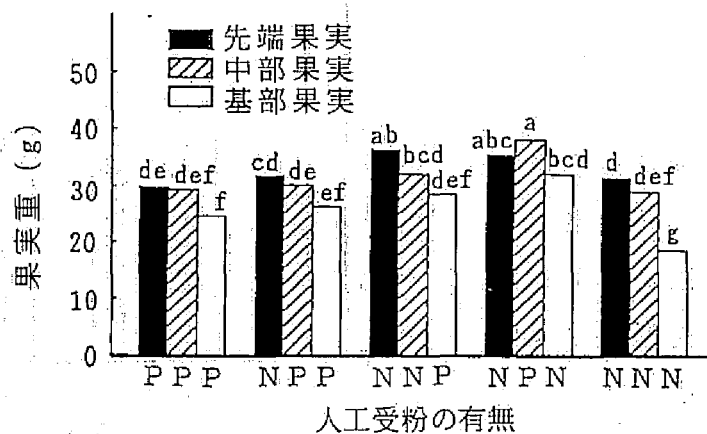
記号の黒抜きは人工受粉処理を白抜きは花粉遮断処理を示す。

実率は高かった。中部果実の結実是比较的良好であったが基部果実は落果が多く、着果位置が結実に影響を及ぼすことが認められた。PPP区ではいずれの果実も結実が良好で、果実間の結実率の違いは比較的小さく、結実に及ぼす着果位置の影響は明らかではなかった。人工受粉と花粉遮断した花蕾が混在する区では、花粉遮断果実の結実はいずれもNNN区の同じ着果位置の果実に比べ劣ったが、先端の花粉遮断果実の結実是比较的良好で、人工受粉果実より優れる場合もみられた。基部の人工受粉果実では、他の受粉果実に比べ種子数は多かった(第25図)ものの結実は優れなかった。果実重は着果位置の違いにより差が認められ、先端果実に比べ基部果実で劣ることが認められた(第26図)。

これらのことから、同一結果枝上における単為結果性は着果位置と人工受粉果実の有無により大きく変動することが明らかとなった。



第25図 ‘富有’ 結果枝における着果位置の異なる人工受粉果実の種子数 (1989)
 PPP;全人工受粉、NPP;先端花粉遮断、
 NPN;中部人工受粉、NNP;基部人工受粉、



第26図 ‘富有’ 結果枝におけるPN処理と着果位置が開花 7週間後の果実重に及ぼす影響 (1989)
 PPP;全人工受粉、NPP;先端花粉遮断、
 NPN;中部人工受粉、NNP;基部人工受粉、
 NNN;全花粉遮断
 異なる文字は 5%水準で有意差のあることを示す。

第2項 ‘富有’の同一結果枝上における受粉果実の有無が無核果実の発育に及ぼす影響

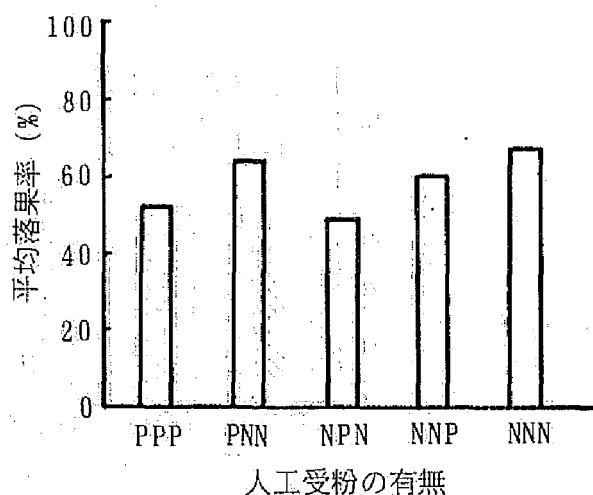
材料および方法

1990年、21年生‘富有’の結果枝を無作為に150本選び、第1項と同様に摘蕾し小袋をかけた。人工受粉および花粉遮断の組合せによるPN処理はPPP、PNN、NPN、NNPおよびNNNの5区とし、人工受粉や環状剥皮処理は第1項と同様に行った。開花6週間後まで1週間ごとに果実の横径を測定するとともに落果数を調査した。7月13日に結果枝長を測定し、結実果実を採取して果実新鮮重と種子数を調査した。また、NNN区については結果枝長が結実に及ぼす影響を調べるため、結果枝数がほぼ同様になるよう12cm未満、12cm～20cm、20cm以上に区分し、それぞれの着果位置別の結実率を調査した。

結果

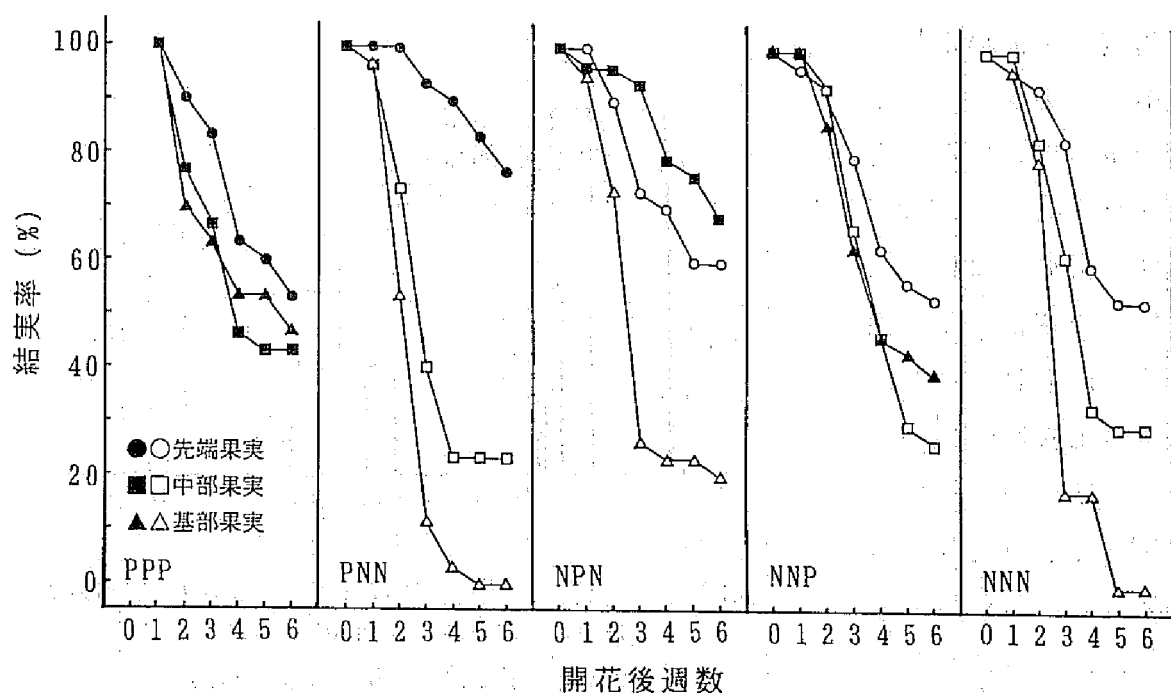
‘富有’における人工受粉および花粉遮断の組合せ(PN処理)の異なる結果枝の落果率は、最も少なかったのがNPN区の48.9%で、最も多かったのがNNN区の66.7%であり、第1項における1989年の結果に比べていずれも落果が多かった(第27図)。PN処理における各区の着果位置別の結実率の推移をみると(第28図)、

NNN区の結実率はいずれの部位も1989年に比べて顕著に低下したものの、着果位置と結実との関係は1989年と同様の傾向が認められ、先端果実で



第27図 ‘富有’結果枝におけるPN処理が落果に及ぼす影響(1990)

PPP;全人工受粉、PNN;先端人工受粉、NPN;中部人工受粉、NNP;基部人工受粉、NNN;全花粉遮断



第28図 ‘富有’ 結果枝におけるPN処理と着果位置が結実に及ぼす影響 (1990)

PPP;全人工受粉、PNN;先端人工受粉、NPN;中部人工受粉、

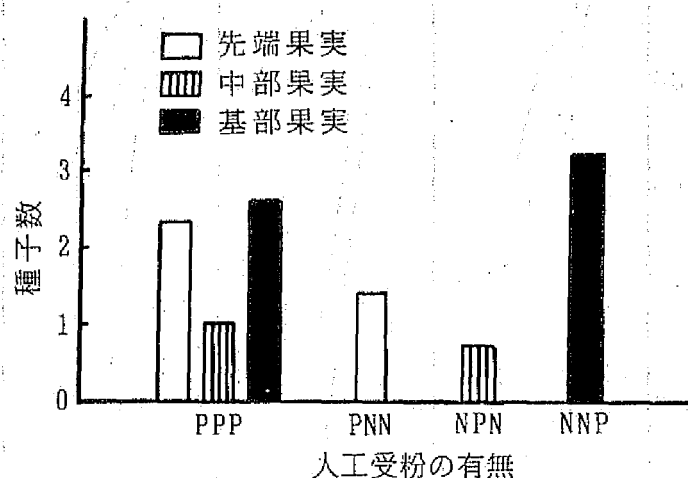
NNP;基部人工受粉、NNN;全花粉遮断

記号の黒抜きは人工受粉処理を白抜きは花粉遮断処理を示す。

は結実が比較的優れ基部果実では極めて劣った。PPP区の果実はいずれの着果位置も1989年に比べて落果が多かったが、他の区と比べ果実間の結実率の違いは1989年と同様に比較的小さく、着果位置と落果との関係は明らかではなかった。人工受粉と花粉遮断果実が混在する区において、花粉遮断果実の落果は中部および基部果実で極めて多かったが、先端の花粉遮断果実の結実是比较的優れ、PPP区の受粉果実と同程度かそれ以上であった。また、PNNやNPN区の受粉果実では種子数がやや少ない(第29図)にもかかわらず結実是最も優れたが、PPP区では先端及び中部果実の結実はやや劣った。基部の受粉果実は比較的種子数が多いものの、先端の花粉遮断果実に比べ結実は劣った。

全体的に結実は1989年に比べ劣ったが、結果枝のPN処理における結実の様相は1989年とほぼ同様の傾向が認められた。すなわち、NNN区では先端果実の結実は優れ、基部果実では劣り、着果位置が結実に影響を及ぼすこと、NPN区では受粉果実の結実は優れるが、基部の花粉遮断果実の結実は極めて劣ること、PPP区で

は結実率の違いが比較的小さく必ずしも着果位置が結実に影響を及ぼさないこと、NNP区では基部の受粉果実より先端の花粉遮断果実の結実が優れること、先端の花粉遮断果実のなかには他の受粉果実より結実率の優れるものがあることなどである。これらのことから、花粉遮断果実の結実は必ずしも受粉果実より劣らず、同一結果枝上

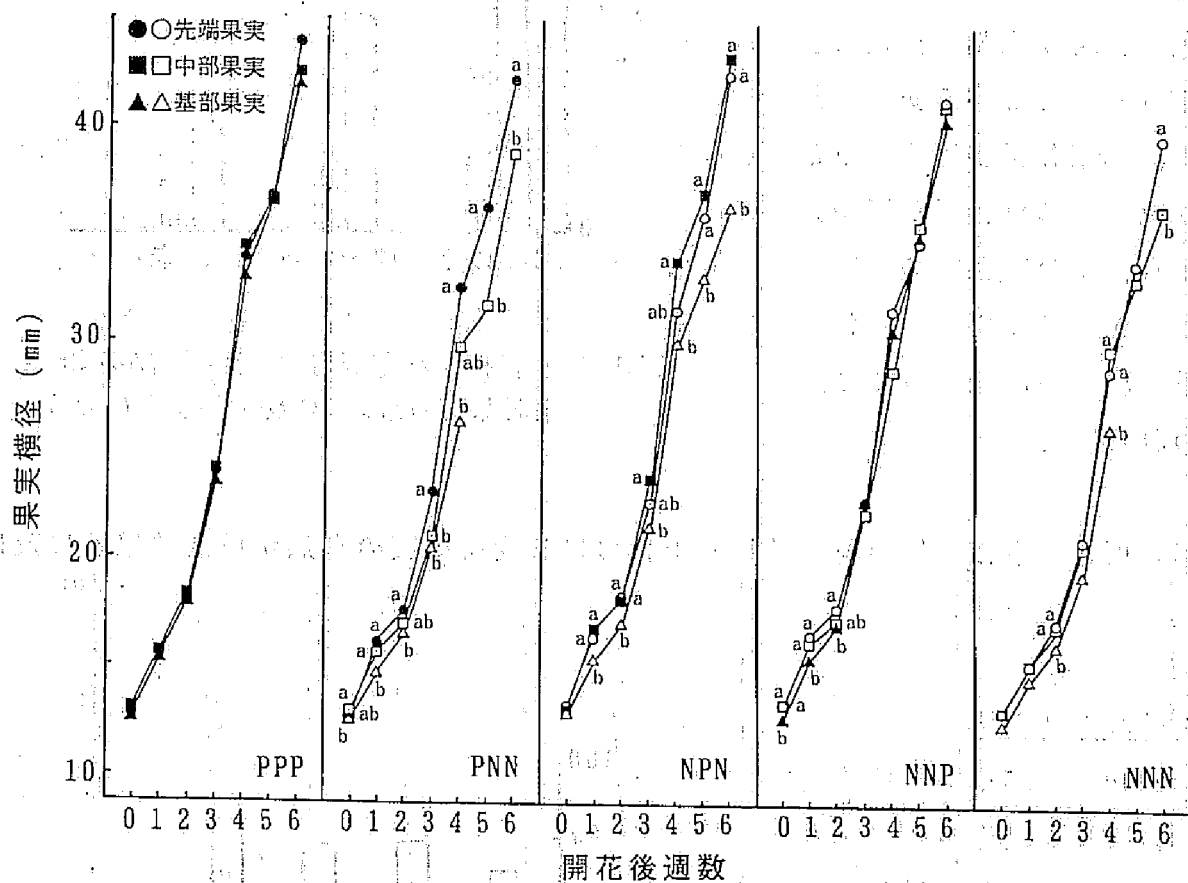


第29図 ‘富有’ 結果枝における着果位置の異なる人工受粉果実の種子数 (1990)
PPP; 全人工受粉、PNN; 先端人工受粉、
NPN; 中部人工受粉、NNP; 基部人工受粉、

における単為結果性は着果位置や人工受粉果実の有無により変動することが認められた。

PN処理における各区の着果位置別果実横径の推移を第30図に示した。いずれも開花 2週間後から急速な果実肥大がみられた。結果枝内で結実率に大きな違いがみられた PNN、NPN、NNN区では、結実が優れた果実に比べ落果の多かった果実の発育が劣る傾向がみられた。そこで有意差検定を行ったところ、開花 2週間後で結実率に大きな違いがみられた PNNと NPN区では、結実の優れた果実と落果の多かった果実との間に開花 1週間後からすでに有意な差が認められた。また、開花 3週間後から先端果実と基部果実の結実率が大きく異なる NNN区では開花 2週間後には両者に有意差が認められた。

結果枝長と着果位置が花粉遮断果実の結実率に及ぼす影響を第31図に示した。結果枝長の違いにかかわらず、結実率は先端果実で最も優れ、基部果実で最も劣った。結果枝長が短くなるにつれ結果枝内の単為結果性は次第に低下した。とくに、先端果実では20cm以上の結果枝で85%以上の極めて高い結実率を示したが、12cm未満ではほぼ30%の結実率となり、単為結果性の低下は顕著であった。



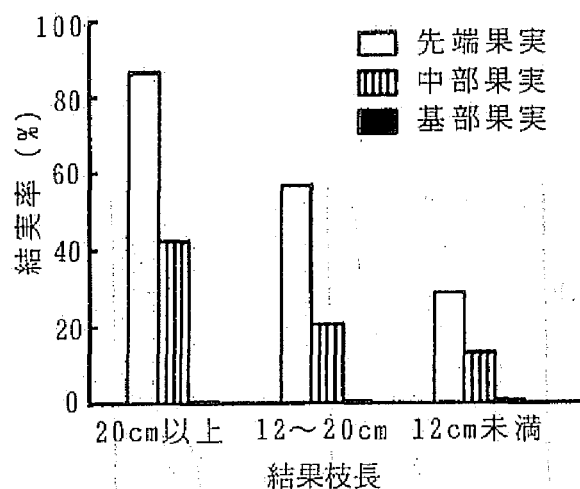
第30図 ‘富有’ 結果枝におけるPN処理と着果位置が果実発育に及ぼす影響 (1990)

PPP; 全人工受粉、PNN; 先端人工受粉、NPN; 中部人工受粉、
NNP; 基部人工受粉、NNN; 全花粉遮断

記号の黒抜きは人工受粉処理を白抜きは花粉遮断処理を示す。

異なる文字は、5%水準で有意差のあることを示す。

これらのことから、無核果実の落果は果実間の同化産物の競合により生じると考えられ、果実間の同化産物の競合が単為結果性を低下させることがうかがわれた。結果枝長が短くなると同化産物の供給量が不十分となるため、果実の着生位置にかかわらず、いずれも単為結果性が低下したと思われる。

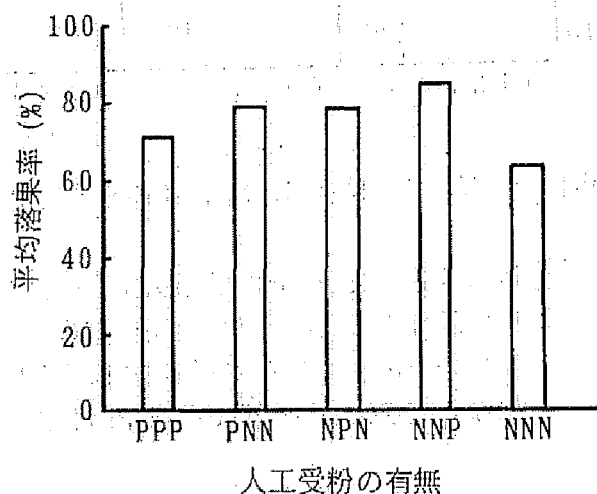


第31図 '富有' の結果枝長と着果位置が花粉遮断果実の結実率に及ぼす影響 (1990)

第3項 '平核無' の同一結果枝上における受粉果実の有無が単為結果性に及ぼす影響

材料および方法

1990年、35年生 '平核無' の結果枝を無作為に 250本選び、第2項と同様な処理を行った。開花後1週間ごとに落果調査を行い、9月5日に結実果実を採取し、果実新鮮重と種子数を調査した。'平核無' 種子の多くは受精後発育を停止するため、種子長が5.5mm以上の種子を受精したもの(82)として、種子数を調査した。

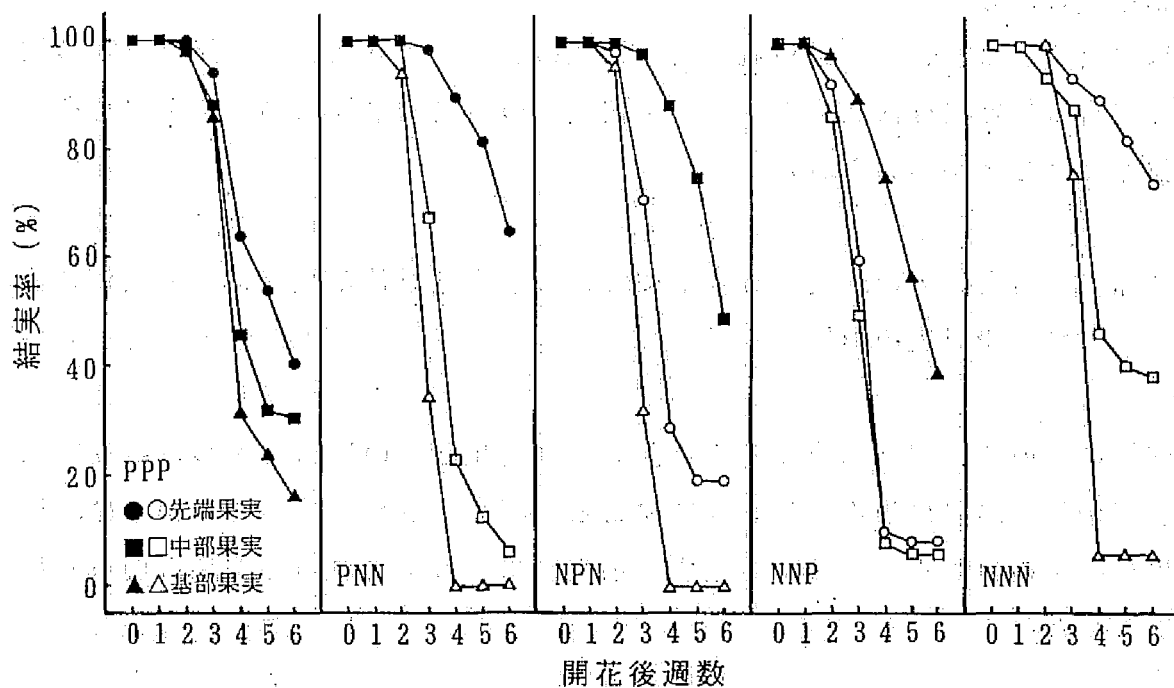


第32図 '平核無' 結果枝におけるPN処理が落果に及ぼす影響
PPP;全人工受粉、PNN;先端人工受粉、NPN;中部人工受粉、NNP;基部人工受粉、NNN;全花粉遮断

結果

‘平核無’における人工受粉および花粉遮断の組合せ（PN処理）の異なる結果枝の落果率を第32図に示した。落果率が最も少なかったのは NNN区の63.3%で、最も多かったのは NNP区の84.4%であり、いずれの結果枝も落果が多くみられた。

PN処理における各区の着果位置別の結実率の推移を第33図に示した。NNN区では先端果実の結実率は極めて優れたが、基部果実の結実率は極めて劣り、‘富有’と同様に着果位置が結実率に大きな影響を及ぼしていることがみられた。PPP区では果実間の結実率の違いは比較的小さかったが、同じ着果位置で比べると結実率はいずれも他の受粉果実より劣った。PNN区では先端の受粉果実の結実率はかなり優れ、中部および基部の花粉遮断果実の結実率は極めて劣り、‘富有’の結果と同様であった。NPN区でも受粉果実の結実率は優れ、花粉遮断果実の結実率は劣り、全体



第33図 ‘平核無’結果枝におけるPN処理と着果位置が結実率に及ぼす影響

PPP:全人工受粉、PNN:先端人工受粉、NPN:中部人工受粉、

NNP:基部人工受粉、NNN:全花粉遮断

記号の黒抜きは人工受粉処理を白抜きは花粉遮断処理を示す。

的に結実率はやや低いものの、‘富有’と同様の傾向を示した。NNP区では花粉遮断果実の結実が極めて劣り、‘富有’と比べて先端果実の落果がとくに多かった。

種子長が5.5mm以上の種子数は、PPPやNPN区の中部果実とPNN区の先端果実で比較的多く、果実あたり2個前後認められた(第34図)。

このように、‘平核無’の結果枝における単為結果

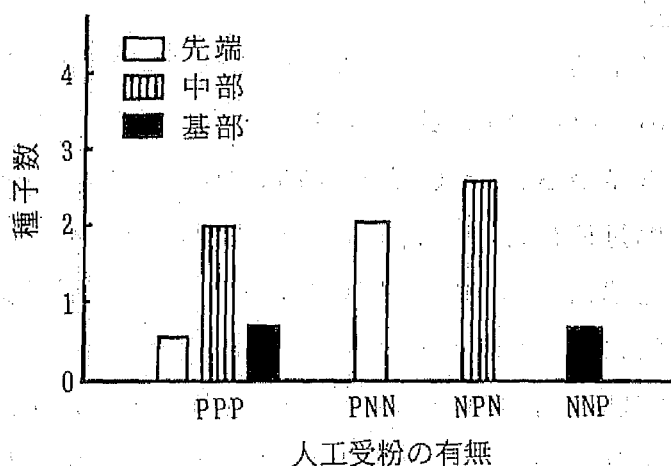
性は‘富有’と同様に着果位置と受粉果実の有無により変動し、無核果実の結実率も‘富有’とほぼ同様であり、‘平核無’の単為結果性は必ずしも‘富有’より強くないことが認められた。

第2節 ‘富有’の同一結果母枝上における単為結果性と無核果実の発育に及ぼす受粉果実の影響

前節において、同一結果枝内の果実間では同化産物の競合がみられ、受粉果実の有無が単為結果に強く影響を及ぼすことが認められた。そこで本節では、同一結果母枝上の異なる結果枝に着生する果実間におけるこれらの関係を明らかにしようとした。

材料および方法

1990年に京都府立大学附属農場植栽の‘富有’成木を用いて調査を行った。150本の結果母枝について結果母枝上の先端から3本の結果枝を用い、開花前に中央の花蕾を残すよう1結果枝1蕾に摘蕾して小袋をかけ、先端から3本目の結果

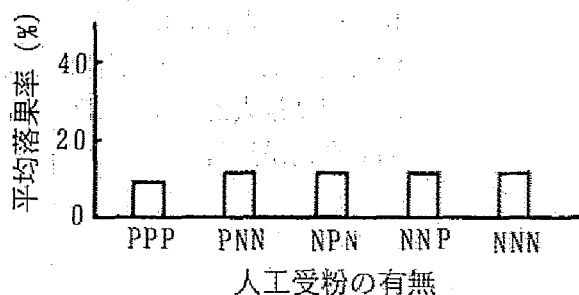


第34図 ‘平核無’結果枝における着果位置の異なる人工受粉果実の種子数
PPP;全人工受粉、PNN;先端人工受粉、NPN;中部人工受粉、NNP;基部人工受粉

枝が着生する結果母枝の基部に環状剥皮処理を行った。結果枝は先端から第1枝、第2枝および第3枝とし、人工受粉(P) および花粉遮断(N) の組合せ(PN処理)により PPP、PNN、NPN、NNPおよびNNN区を設けた。人工受粉はいずれも開花期に‘禅寺丸’花粉を用いて行った。開花後から収穫時期まで1週間ごとに果実の横径を測定するとともに落果数も調査した。収穫時期の11月18日に結実果実を採取して屈折糖度計で糖度を、硬度計で果肉硬度を測定し、種子数も調査した。

結果

結果母枝における人工受粉および花粉遮断処理(PN処理)が落果に及ぼす影響を第35図に示した。いずれの区もほぼ同様に10%前後の低い落果率であった。

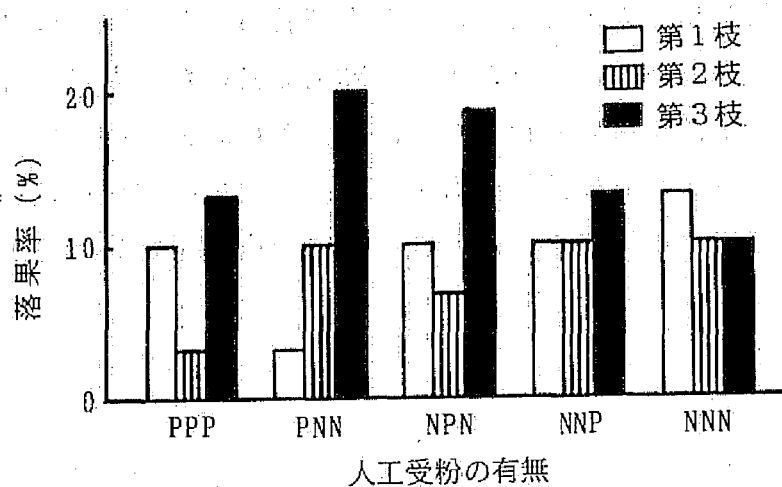


第35図 ‘富有’結果母枝における結果枝の着生位置別の人工受粉および花粉遮断の組合せ処理(PN処理)の違いが落果に及ぼす影響
PPP;全人工受粉、PNN;第1枝人工受粉、NPN;第2枝人工受粉、NNP;第3枝人工受粉、NNN;全花粉遮断

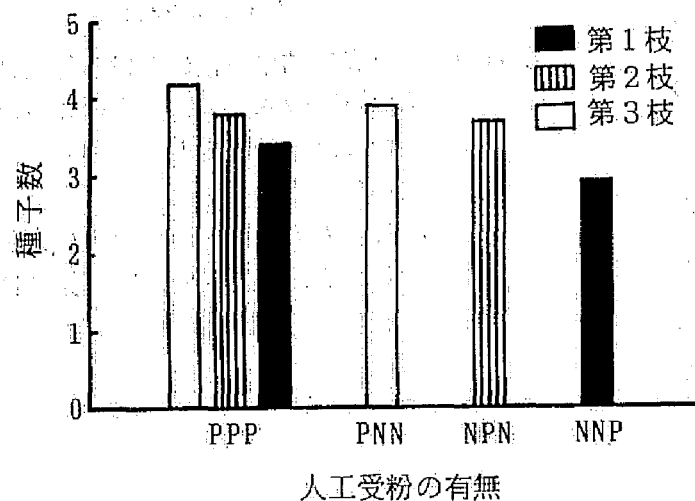
結果母枝におけるPN処理の結果枝着生位置別の落果率を第36図に示した。

PNN区では第1枝の人工受粉果実の落果は極めて少なく、第3枝の花粉遮断果実の落果は比較的多かった。また、NPN区でも第3枝の花粉遮断果実

の落果が比較的多かった。これらは前節の結果枝における着果位置と受粉の有無による落果のパターンとほぼ同様であった。しかし、NNN区では第3枝の花粉遮断果実の落果は比較的少なく、前節の結果とは異なる様相を示した。人工受粉果実の種子数はいずれもほぼ3~4個であり、結果枝の着生位置による大きな違いはみられなかった(第37図)。



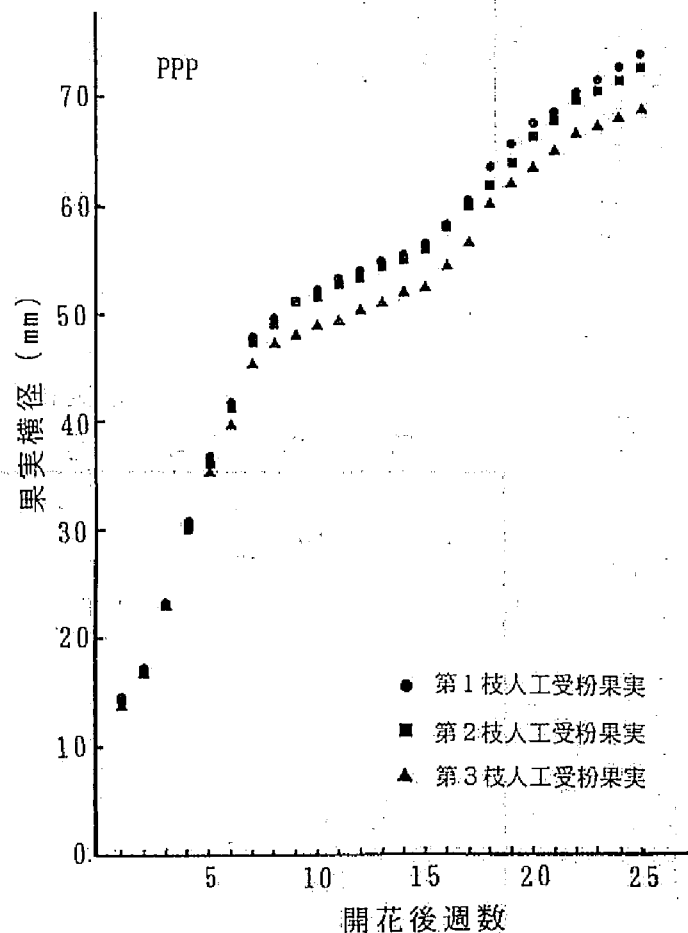
第36図 ‘富有’ 結果母枝におけるPN処理と結果枝の着生位置の違いが落果に及ぼす影響
 PPP;全人工受粉、PNN;第1枝人工受粉、
 NPN;第2枝人工受粉、NNP;第3枝人工受粉、
 NNN;全花粉遮断



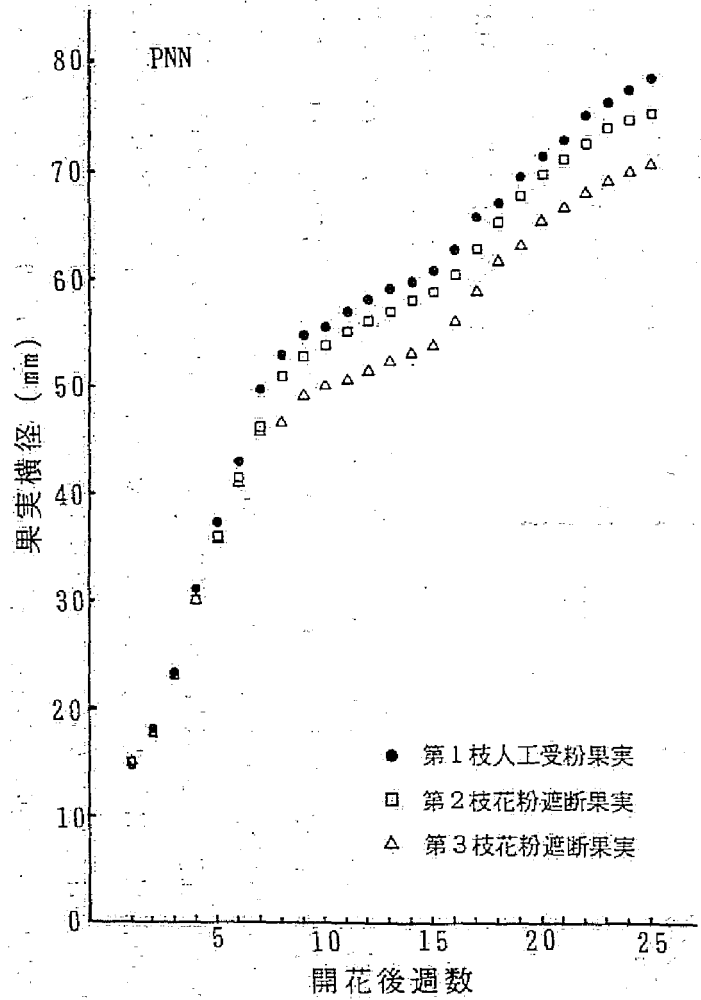
第37図 ‘富有’ 結果母枝における着生位置の異なる結果枝の人工受粉果実の種子数
 PPP;全人工受粉、PNN;第1枝人工受粉、
 NPN;第2枝人工受粉、NNP;第3枝人工受粉

PN処理における各区の結果枝着生位置別の果実発育の推移を第38～42図に、有意性検定の結果を第6表に示した。果実生長第2期は開花7、8週間後から始まり、果実生長第3期は開花16、17週間後より始まることが認められた。PPP区とNNN区ではいずれも結果枝の着生位置の違いにより果実発育に差は認められなかった。しかし、PPP区の第3枝の果実発育は開花8週間後から収穫時期までNNN区のいずれの果実よりも有意に劣った。PNN区では第3枝の果実発育が劣り、開花7週間後から17週間後にかけて第1枝の果実との間に有意差が認められた。NPN区では第2枝の果実発育が優れ、開花7週間後から14週間後まで第3枝の果実との間に有意差が認められた。

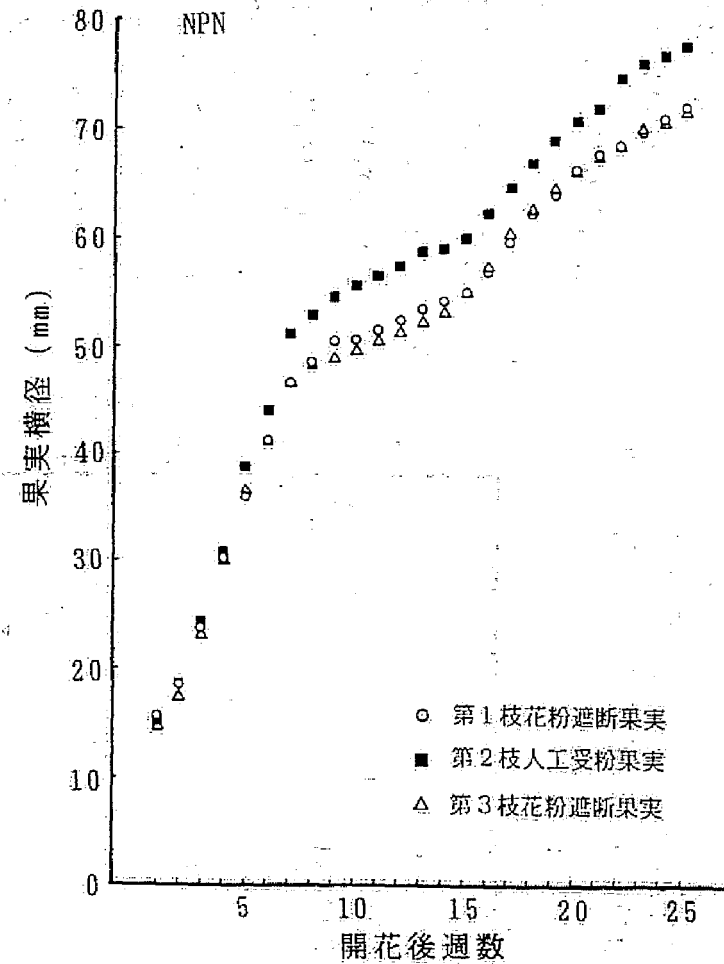
NNP区では開花1、2週間後に第3枝の果実発育が第1枝の果実に比べ有意に劣るものの、その後の果実発育は優れて有意差は認められなくなり、開花7週間後から高い値で推移した。このように、結果母枝上の異なる結果枝においても受粉果実と花粉遮断果実が混在すれば、受粉果実の発育は優れ、基部の結果枝の花粉遮断果実の発育は劣る傾向がみられた。しかし、すべて受粉果実であれば必ずしも果実発育は優れず、とくに基部の結果枝の果実発育は劣る傾向がみられた。ところがすべて花粉遮断果実であれば、



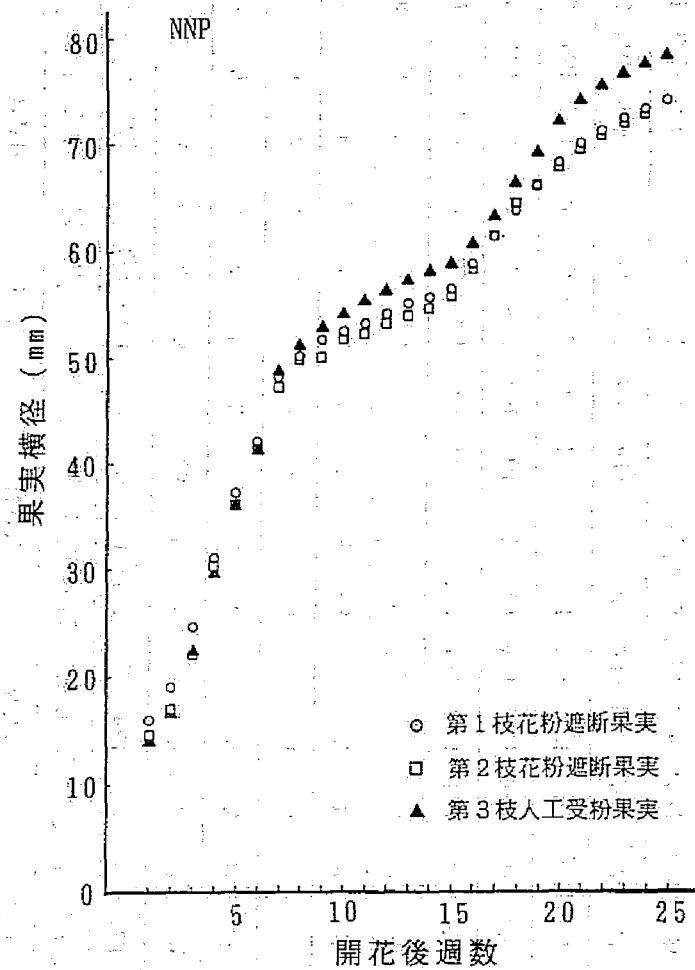
第38図 ‘富有’ 結果母枝の全人工受粉処理における着生位置の異なる結果枝の果実発育の推移



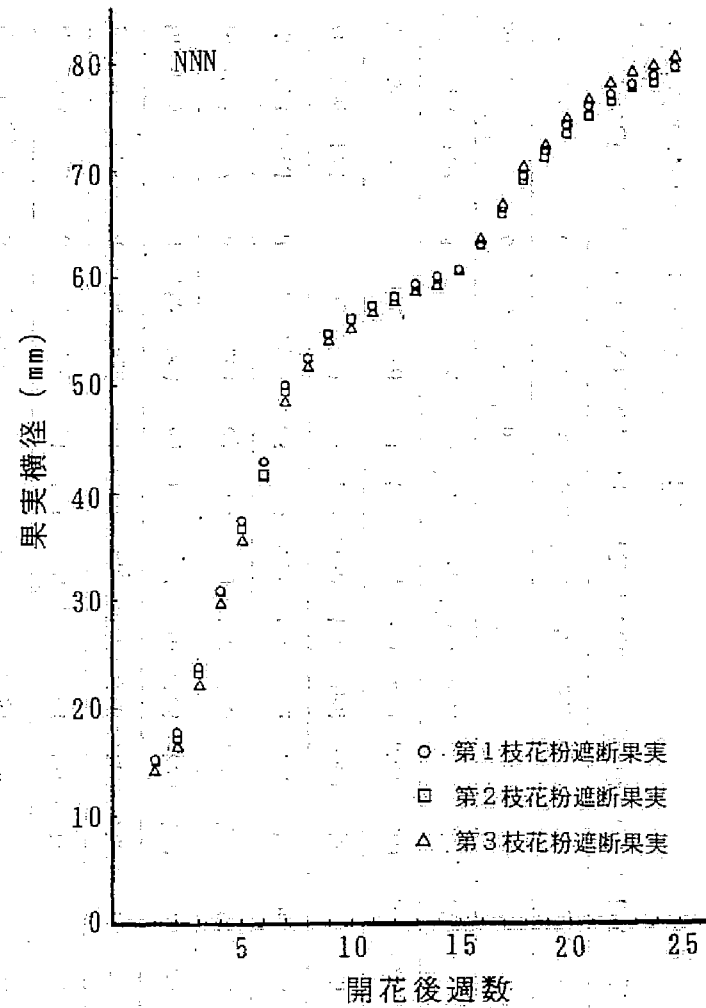
第39図 ‘富有’ 結果母枝の第1枝人工受粉処理における着生位置の異なる結果枝の果実発育の推移



第40図 ‘富有’ 結果母枝の第2枝人工受粉処理における着生位置の異なる結果枝の果実発育の推移



第41図 ‘富有’ 結果母枝の第3枝人工受粉処理における着生位置の異なる結果枝の果実発育の推移



第42図 ‘富有’ 結果母枝の全花粉遮断処理における着生位置の異なる結果枝の果実発育の推移

第6表 「富有」結果母枝におけるPN処理と着生位置の異なる結果枝の果実横径の有意性検定

週 ^Y	PPP ^Z			PNN			NPN			NNP			NNN		
	第1枝	第2枝	第3枝	第1枝	第2枝	第3枝	第1枝	第2枝	第3枝	第1枝	第2枝	第3枝	第1枝	第2枝	第3枝
1	bcd ^X	bcd	d	bcd	abcd	abcd	ab	abcd	abcd	a	bcd	cd	abc	abcd	bcd
2	b	b	b	ab	ab	ab	ab	ab	ab	a	b	b	ab	ab	b
3	ab	ab	ab	ab	ab	ab	ab	a	ab	a	ab	ab	ab	ab	b
4	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
5	ab	b	b	ab	b	b	b	a	ab	ab	b	b	ab	ab	b
6	ab	ab	b	a	ab	ab	ab	a	ab	ab	ab	ab	ab	ab	b
7	abcd	bcd	d	ab	abcd	cd	bcd	a	bcd	abcd	bcd	abcd	ab	abc	abcd
8	abcd	bcd	d	a	abcd	bcd	cd	ab	cd	abcd	abcd	abcd	abc	abc	abc
9	abcd	abcd	d	a	abc	cd	abcd	a	cd	abcd	bcd	abc	a	a	ab
10	bcd	bcd	e	ab	abcd	cde	cde	a	de	bcd	bcd	abcd	ab	ab	abc
11	abcde	abcde	e	ab	abcd	e	cde	abc	e	abcd	bcd	abcd	a	ab	abcd
12	abcde	abcde	e	ab	abcd	de	cde	abc	de	abcde	bcd	abcd	a	ab	abc
13	abcd	abcd	d	a	abc	cd	bcd	ab	cd	abcd	bcd	abc	a	a	ab
14	abcd	abcd	d	a	abc	cd	bcd	ab	cd	ab	bcd	abc	a	a	ab
15	abcde	abcde	e	a	abcde	e	e	abcd	cde	abcde	bcd	abcde	ab	abc	abc
16	abcd	abcd	d	a	abc	cd	bcd	ab	abcd	abcd	abcd	abc	a	a	a
17	bcd	cd	d	ab	abc	cd	cd	abc	abcd	abcd	abcd	abc	a	ab	a
18	abcd	cd	d	abc	abcd	cd	bcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	ab	ab	a
19	abcd	cd	d	abc	abcd	cd	cd	abcd	bcd	abcd	abcd	abcd	ab	ab	a
20	abcd	abcd	d	abc	abcd	cd	bcd	abcd	bcd	abcd	abcd	abc	ab	ab	a
21	abcd	bcd	d	abc	abcd	cd	bcd	abcd	bcd	abcd	abcd	abc	a	ab	a
22	abcd	abcd	d	abc	abcd	cd	bcd	abcd	bcd	abcd	abcd	abcd	ab	ab	a
23	abcd	abcd	d	abc	abcd	cd	bcd	abc	abcd	abcd	abcd	abc	ab	ab	a
24	abc	abc	c	ab	abc	bc	abc	ab	abc	abc	abc	ab	a	a	a
25	abc	abc	c	ab	abc	bc	abc	ab	abc	abc	abc	ab	a	a	a

^Z PPP; 全人工受粉、PNN; 第1枝人工受粉、NPN; 第2枝人工受粉、NNP; 第3枝人工受粉、NNN; 全花粉遮断

^Y 開花後週数

^X 異なる文字は5%水準で有意差のあることを示す。

結果枝の着生位置に関係なくいずれも果実発育は優れ、他の受粉果実と比べて同等以上であった。

PN処理における各区の屈折糖度計による示度は 14.5 から 17.3 まで大きく変動して果実間に有意差は認められたものの、PN処理や結果枝の着生位置による一定の傾向はみられなかった（第 7 表）。また、果実硬度はいずれも差が認められなかった。

第 7 表 ‘富有’ 結果母枝における PN 処理が着生位置の異なる収穫果実の糖度や硬度に及ぼす影響

PN 処理 ²	糖度 (Brix %)			硬度 (Kg)		
	第 1 枝	第 2 枝	第 3 枝	第 1 枝	第 2 枝	第 3 枝
PPP	16.3 ab ^y	16.0 ab	15.7 ab	2.96	3.07	3.07
PNN	15.0 b	15.2 ab	15.3 ab	3.09	3.10	3.16
NPN	16.1 ab	15.6 ab	17.3 a	3.02	2.99	3.06
NNP	14.5 b	15.4 ab	15.3 ab	2.93	2.99	2.92
NNN	17.1 a	16.1 ab	16.6 ab	3.06	3.07	3.02

² PPP: 全人工受粉、PNN: 第 1 枝人工受粉、NPN: 第 2 枝人工受粉
NNP: 第 3 枝人工受粉、NNN: 全花粉遮断

^y 異なる文字は 5% 水準で有意差のあることを示す。

第 3 節 ‘富有’ の主枝および樹体ごとの花粉遮断処理が単為結果性と収穫果実の品質に及ぼす影響

第 2 節では同一結果母枝上の異なる結果枝に着生する果実間において、単為結果性や無核果実の発育が有核果実の影響を受けるため、すべての果実を無核にすることにより単為結果性が高まり、無核果実の発育も優れることを明らかにした。しかし、これらは環状剥皮処理を行った特殊な条件下であるため、競合関係がより複雑であろうと思われる一般的な栽培条件下でも適合するかは不明である。そこで本節では、‘富有’の主枝および樹体ごとに人工受粉、放任受粉および花粉遮断処理を行い、単為結果性を調べるとともに、成熟期の単為結実果の品質につ

いても調査を行った。

第1項 主枝ごとの花粉遮断処理が単為結果性に及ぼす影響

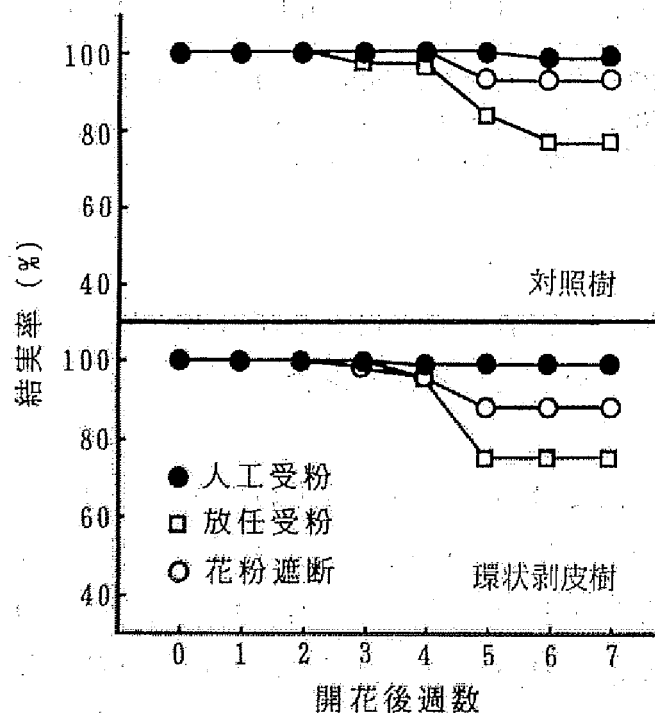
材料および方法

1990年、京都府立大学附属農場植栽の21年生‘富有’2樹を用いて行った。両樹とも生育が比較的そろった3本の主枝を選び、主枝ごとの受粉処理の違いによりそれぞれ人工受粉主枝、放任受粉主枝および花粉遮断主枝とした。いずれも各主枝に着生する6cm以上の結果枝について、ほぼ中央の花蕾が1蕾残るように開花前に摘蕾を行い、受粉主枝および花粉遮断主枝の花蕾は同時に小袋をかけた。開花期の5月29日に人工受粉主枝の花に‘禅寺丸’花粉で人工受粉した。2樹のうち1樹については開花期に鋸で各主枝の基部に環状剥皮処理を行って環状剥皮樹とし、他の1樹は対照樹とした。いずれも開花後から開花7週間後まで1週間ごとに落果調査を行った。

11月24日に各主枝から30果実採取し、果実重と種子数を調査した。

結果

‘富有’の対照樹と環状剥皮樹における人工受粉主枝、放任受粉主枝、花粉遮断主枝における結実率の推移を第43図に示した。人工受粉主枝はいずれの樹体でも結実が最も優れ、ほぼ100%の結実率を示した。花粉遮断主枝でも結実は優れ、いずれも90%前後の結実率を示し、高い単為結果



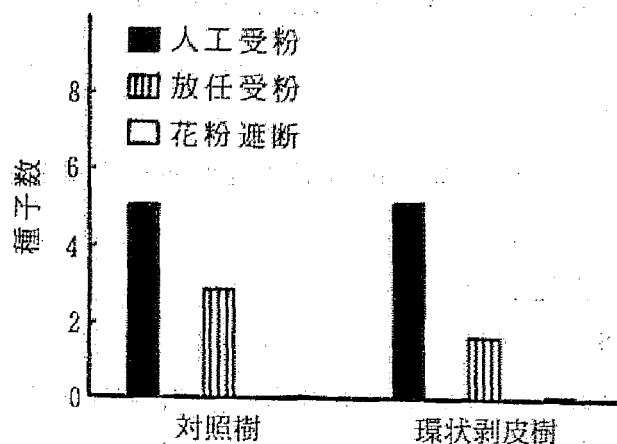
第43図 ‘富有’における主枝ごとの受粉処理と主枝基部の環状剥皮処理が結実率に及ぼす影響

性が認められた。しかし、放任受粉主枝の結実はやや劣り、いずれも80%以下であった。対照樹の結実率はいずれの区も高かったため、環状剥皮処理が結実に及ぼす効果は明らかにならなかった。しかし、対照樹の花粉遮断主枝で高い結実率を示したことから、異なる主枝の果実間では競合関係がほとんどないように思われた。

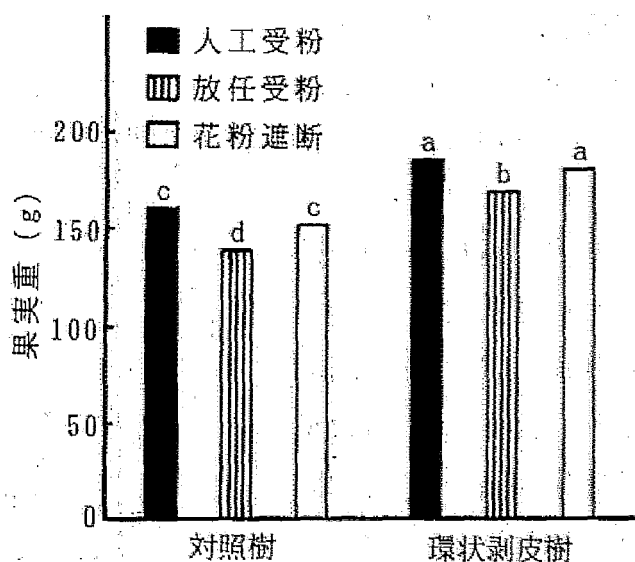
人工受粉主枝における果実の種子数は両樹ともほぼ5個であった（第44図）。

しかし、放任受粉主枝の果実では対照樹で2.8個、環状剥皮樹で1.6個と少なく、無核果実もかなり混在していた。

このように同じ樹体内の主枝ごとにみても、すべて無核果実であれば結実率はほとんど低下せず高い単為結果性を示すが、無核果実に有核果実が混在すれば逆に結実率がやや劣ることが認められた。収穫果実では両樹とも人工受粉および花



第44図 ‘富有’ おける主枝ごとの受粉処理と主枝基部の環状剥皮処理が種子数に及ぼす影響



第45図 ‘富有’ おける主枝ごとの受粉処理と主枝基部の環状剥皮処理が果実重に及ぼす影響
異なる文字は5%水準で有意差のあることを示す。

粉遮断主枝で果実重が優れ、受粉放任主枝で劣ることが認められた（第45図）。また、果実重はいずれも環状剥皮樹で優れ、環状剥皮処理による効果かもしれない。

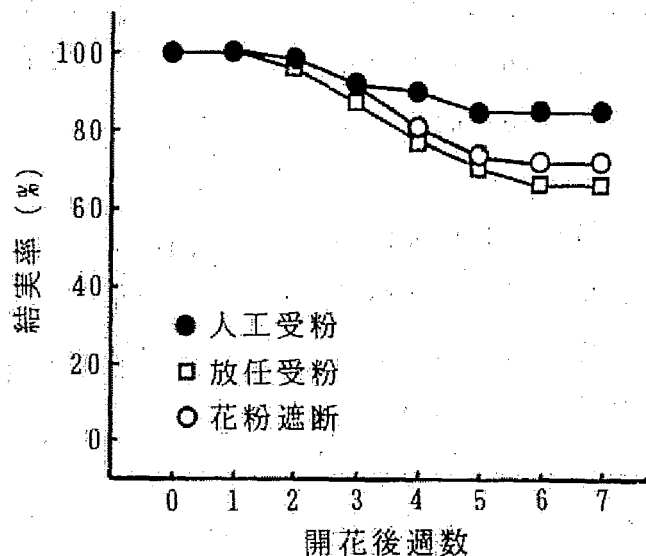
第2項 樹体ごとの花粉遮断処理が単為結果性と収穫果実の品質に及ぼす影響

材料および方法

1990年、京都府立大学農学部附属農場植栽の19年生‘富有’3樹を選び、受粉処理の違いによりそれぞれ人工受粉樹、放任受粉樹および花粉遮断樹とした。各樹とも樹体全体にわたって第1項と同様に摘蕾を行い、人工受粉樹と花粉遮断樹の花蕾には小袋をかけ、人工受粉樹の花には‘禅寺丸’花粉で人工受粉を行った。11月26日に各樹より30果実を採取し、果実横径（長径、短径）および縦径と果実重を測定後、果実硬度を硬度計で、果実糖度を屈折糖度計で測定し種子数を調査した。

結果

人工受粉樹、放任受粉樹および花粉遮断樹の結実率の推移を第46図に、それぞれの種子数を第8表に示した。摘蕾後、樹体に着生するすべての花に人工受粉を行うと平均5.3個の種子が形成され、結実率もほぼ85%と最も優れることが認められた。しかし、樹体に着生するすべての花を花粉遮断しても結実率はあまり劣らず、72%の結実率が得られ高い単為結果性を示した。



第46図 ‘富有’における樹体ごとの受粉処理が結実率に及ぼす影響

放任受粉した樹体の結実率は66%であり、花粉遮断樹よりやや劣るものの大差はみられなかった。

このように、単為結果性は樹体ごとにみても第1項の主枝ごとの結果と同様であり、‘富有’は通常の栽培条件下でもすべての果実で種子を形成させなければ高い単為結果性を示すことが認められた。

収穫果実の品質や果形については第8表と第9表に示した。花粉遮断の果実重は人工受粉のものと差は認められず、いずれも250g前後でかなり優れた。果実糖度はいずれも15度前後で差が認められなかったが、果実硬度では花粉遮断で低かった。果実横径では長径、短径とも人工受粉や花粉遮断で優れ、受粉放任で劣った。果実縦径では人工受粉で最も優れ、次いで花粉遮断であった。果形指数（ $100 \times \text{横径} / \text{縦径}$ ）は人工受粉に比べ花粉遮断や受粉放任で高くなり、これらの果実は人工受粉のものに比べやや偏平になることが認められた。

第8表 ‘富有’の樹体ごとの花粉遮断処理が収穫果実の品質に及ぼす影響

	果実重 (g)	種子数	糖度 (Brix %)	硬度 (Kg)
花粉遮断果実	246.6 a ²	0 c	15.0 a	2.7 b
放任受粉果実	221.3 b	1.4 b	15.0 a	2.9 a
人工受粉果実	256.4 a	5.3 a	15.3 a	2.9 a

² 異なる文字は5%水準で有意差のあることを示す。

第9表 ‘富有’の樹体ごとの花粉遮断処理が収穫果実の果形に及ぼす影響

	花粉遮断果実	放任受粉果実	人工受粉果実
横長径 (mm)	88.0 a ²	82.9 b	87.1 a
横短径 (mm)	83.8 a	79.3 b	83.5 a
縦径 (mm)	59.2 a	55.2 c	61.2 b
長径/短径	1.05 a	1.05 a	1.04 a
果径指数	145 a	147 a	139 b

² 異なる文字は5%水準で有意差のあることを示す。

このように、‘富有’の単為結実果は種子数が5個程度の有核果実に比べ、果形がやや偏平であるものの果実重や糖度に差がみられず、収穫果実の品質は同様に優れることが認められた。

第4節 考察

受精が行われずに果実が発育する現象は単為結果とよばれており、単為結果は自動的単為結果と他動的単為結果に区別されている(50)。すなわち、植物ホルモンの処理により結実する現象が他動的単為結果であり、受粉などの刺激がなくても自然に果実が発育する現象が自動的単為結果である。本研究において、カキ‘富有’や‘平核無’は雌花しか着生しないため、花粉遮断を行った花蕾が結実する現象は自動的単為結果であり、その果実は無核である。自動的単為結果の現象はカキ以外にもカンキツ(47)、イチジク(1, 3)、バナナ(23)、ブドウ(50)、セイヨウナシ(5, 77)およびリンゴ(15)などのいくつかの品種で見られている。一方、受精後胚や胚乳が発育を停止するが、果実が発育する現象は偽単為結果とよばれている。カキ‘平核無’は無核品種であるが、受精後胚や胚乳の発育が停止することが認められ(62)、偽単為結果性を示すことが明らかにされている。

このような無核果実の結実について、植物ホルモンの観点から多くの研究が行われてきた。カンキツやブドウでは単為結果しやすい品種が単為結果しにくいものに比べて花蕾の子房内オーキシン含量が多い(17)ことや、ブドウの開花期では有核品種に比べて無核品種のオーキシン(54)やジベレリン(24)含量が多いこと、イチジクの単為結果する品種の開花期のオーキシン含量は単為結果しない品種の受粉直後のものに比べて多い(1)ことなどが認められている。一般に、結実に関して最も重要な時期は果実発育が始まる開花期であり、無核品種はこの時期にオーキシンやジベレリン含量が多いため単為結果するものであり、これは遺伝的な形質だといわれている(53)。しかし、開花期の内生ホルモン含量が多かったブドウ無核品種のうち胚の形成が認められるものもあり(17, 24, 54)、必ずしもすべてが自動的単為結果に当てはまるとは思われない。また、前年枝に着生する果実は単為結果するが、新梢に着生する果実は単為結果しない性質を持

ツイチジク品種キングでは両果実間の内生オーキシシンやジベレリン含量に差異のない(41)ことなども認められており、単為結果と内生ホルモンとの関係は不明な点が多い。

カキでも単為結果性は遺伝的な特性であると考えられており、‘富有’は単為結果性が弱く、‘平核無’は単為結果性が強い品種とされている(28, 80)。これら両品種の果実の内生ホルモン含量は調べられており(19, 61)、ジベレリン含量は両品種とも開花期にピークがあり‘富有’に比べ‘平核無’で多いことが認められているが、生理落果発生の多い時期には‘富有’で多く、‘平核無’で少なくなっており、カキの単為結果や結実と内生ホルモンとの関係は明らかでない。

前章では‘富有’の単為結果が他の果実の種子数の影響を強く受けることが認められ、カキの単為結果性は必ずしも遺伝的な品種特性ではないことが示唆された。そこで、本章では‘富有’および‘平核無’の結果枝を用いて両品種の単為結果性の比較を行った。‘富有’結果枝に着生する3花蕾をすべて花粉遮断処理すると先端花蕾の結実は優れ、基部花蕾の結実は劣り、花蕾の着生位置により単為結果性が異なることが認められた。また、短い結果枝ほど単為結果は劣ることが認められた。さらに、結果母枝上の3結果枝について1結果枝1蕾とすると単為結果は優れることが認められた。このように、‘富有’の単為結果性は花蕾の着生条件によって大きく変動することが認められ、単為結果に及ぼす遺伝的要因は極めて小さいと思われた。‘平核無’の結果枝でも‘富有’と同様、花蕾の着生位置により単為結果性が異なることが認められた。また、受粉果実が混在する結果枝における単為結果の様相は‘富有’とほぼ同様であり、‘平核無’の単為結果性も花蕾の着生条件により大きく変動した。さらに‘平核無’の花粉遮断果実の結実率も‘富有’とほぼ同様であった。これらの結果から、‘平核無’の単為結果力は‘富有’に比べて強いとはいえず、‘富有’と‘平核無’の単為結果性に関する遺伝的な差異は極めて小さいと考えられた。すなわち、多くの形質発現は遺伝子型と環境要因の相互作用によるものであり(78)、カキの単為結果性は環境要因に強く支配される形質と考えられ、同様の花蕾着生条件下では‘富有’および‘平核無’の自動的単為結果の形質発現は類似していたことから、両品種の単為結果性に関する遺伝子型は類似しているものと推察され、いずれもほぼ

同程度の単為結果力を持つと思われた。

第2章では、無核果実の落果はおもに果実間の同化産物の競合によるものと考えられた。そこで、先ず結果枝における単為結果性と果実発育との関係を調査した。‘富有’結果枝における基部花蕾の単為結果性は極めて低く、その結果枝に受粉果実があれば受粉果実の結実率が、すべて花粉遮断果実であれば先端果実の結実率が最も優れ、基部の花粉遮断果実の結実率とは50%以上の差異があった。このような結実率の大きく異なる果実間では果実発育にも差が認められ、基部果実ではすでに開花1、2週間後に結実率の優れたものより果実発育は劣った。このことから、結果枝内の果実間では同化産物の競合が生じており、基部果実への同化産物の転流が少なくなるので、基部果実のsink力は低いものと思われた。基部果実では果実発育が劣った後、多くの落果がみられた。このことから、カキにおける1結果枝 3果という着果過多の条件では、無核果実の落果はおもに果実間の同化産物の競合により生じており、果実間の同化産物の競合に起因して単為結果性が変動すると考えられた。

本章において、結果枝における花蕾の着生位置や受粉果実の有無および結果枝長が単為結果性に影響を及ぼすことが認められた。すなわち、結果枝上の花蕾をすべて花粉遮断すると、先端花蕾の単為結果性はかなり優れ、基部花蕾では劣った。また、結果枝長が短くなるにつれ単為結果性は次第に低下し、先端花蕾で顕著であった。一般に、同化産物の供給が制限されるとsink器官の間での競合は強まるが、個々のsink器官のsink力に応じて同化産物は転流する(22)といわれており、トマトでは、早く結実した果実で同化産物の転流量は多いことが認められている(22)。カキでは、結果枝基部の花蕾は他の花蕾に比べ開花の遅いことが知られており(18)、この花蕾の発育の違いや開花の早晩により幼果の発育に差異が生じるので、基部果実のsink力は相対的に低くなり単為結果性が劣る可能性も考えられた。また、source葉に近いsink器官は遠いものに比べ同化産物の競合では優位にあるといわれており(44)、カキの結果枝先端の果実は基部の果実に比べて同化産物の転流に関し優位にあると考えられ、着蕾位置により単為結果性が異なることと関係しているのかも知れない。また、結果枝長が短くなるにつれ単為結果性が低下したのは、葉面積の減少により同化産物の供給が制限されたため、果実間の競合がさらに激しくなって落果が多くなったと推察された。さらに、

同一結果枝に着生する 3 花蕾をすべて花粉遮断すると単為結果性は優れるが、先端あるいは中部花蕾だけを受粉すると単為結果性の低下する場合が多くみられた。また、すべて受粉すると 1 花蕾だけの受粉に比べて有核果実の結実率は低下し、先端の無核果実の結実率より劣るものも多かった。一般に、無核果実は有核果実に比べて sink 力は低く、有核果実では種子数の多い方が sink 力は高い (44) といわれている。そうすると、これらの結果は、有核果実が存在すれば sink 力の低い無核果実は多く落果するが、すべて無核果実であれば、無核果実間で sink 力の比較的高い果実が結実することを示しており、さらに、結実した無核果実の sink 力はすべて受粉した有核果実の sink 力より低いと思われるが、無核果実の結実率は有核果実より優れる場合の多いことを示している。このことから、カキでは sink 力の強い果実は結実に有利ではあるが、それは結実の絶対条件ではなく、競合関係にある果実間で相対的に sink 力の強い果実が結実すると思われた。カキ「富有」において、有核果実がなければ単為結果性が高まるのは、無核果実が無核果実より高い sink 力を持つ有核果実と競合しないためであると考えられた。

先に述べたように、単為結果には内生ホルモンが関与していると考えられている。カキ「富有」では、果実の内生ホルモン含量は有核果実で多く、無核果実で少ないことが認められている (79)。本実験では、このような内生ホルモン含量の少ない無核果実の結実が内生ホルモン含量の多い有核果実の結実より優れる場合が認められており、単為結果を直接制御しているのは必ずしも内生ホルモン含量ではないことが示唆された。内生ホルモンと sink 力との関係はよくわかっていないが、内生ホルモンが何らかのかたちで sink 力を高めると考えられている (59)。そこで、内生ホルモン含量の多い果実は競合する果実間において sink 力の相対的な関係で優位となり、そのため結実しやすくなることが推定される。有核果実であろうと無核果実であろうと、果実発育には最低濃度の生長促進物質が必要であるという Nitsch (53) の説が、現在広く受け入れられている (13)。そうであれば、カキは無核果実でも果実発育に最低必要な量の生長促進物質を遺伝的に含有しており、単為結果性の強い果樹であると考えられる。

つぎに、結果母枝上の異なる結果枝に着生する果実において、単為結果性と果実発育について調査した。結果母枝上の 3 結果枝に 1 果ずつ着生させた場合、全体的に単為結果性は高くなった。これは 1 結果枝に 3 果着生させた場合に比べ、

同化産物の供給量が満たされていたためだと思われた。しかし、先端の結果枝あるいは中央の結果枝に受粉果実があると基部の結果枝の単為結果性はやや劣った。このことは、果実間の同化産物の競合関係が同一結果枝内だけにとどまらず、結果母枝上の異なる結果枝に着生する果実間にも存在することを示している。しかし、その競合関係は結果枝内の果実間に比べて弱いものと思われた。

果実発育についてみると、先端あるいは中央の結果枝に受粉果実がある結果母枝では、果実発育第2期ごろに基部の結果枝の単為結実果の発育は同じ結果母枝における受粉果に比べて有意に劣った。このことは、果実発育第2期ごろに、両果実間で同化産物の競合関係が強まったことを示しており、sink力の低い基部の無核果実で発育が低下したものと思われた。一方、すべての花蕾を花粉遮断した結果母枝ではいずれも果実発育は優れた。すべて受粉した結果母枝では、いずれの果実も果実発育に差は認められなかったが、基部の結果枝の受粉果は、すべて花粉遮断した結果母枝のどの単為結実果と比べても、果実発育第2期から収穫時期に至るまで有意に劣り、無核果実の発育が有核果実より優れる場合も認められた。これらのことから、カキ‘富有’の果実発育も結実と同様、競合関係にある果実間の相対的なsink力の差に起因していると考えられた。また、果実間の競合関係が比較的弱いと考えられる結果母枝上の異なる結果枝における果実では、果実発育第2期に果実発育の差異が生じることは興味深い。さらに、これらの差異は果実発育第3期には有意性がなくなり、収穫果実でも差が認められないことから、カキの成熟期の果実発育は種子の有無などによるsink力の要因だけでなく、ほかの要因も関与していると考えられた。

通常の栽培条件下でも主枝や樹体ごとに全体を花粉遮断すると、いずれも高い単為結果性が認められた。また、全体を花粉遮断した主枝では、主枝の基部に環状剥皮を行わなくても高い単為結果性が認められ、異なる主枝の果実間に同化産物の競合はほとんどないと思われた。全体を花粉遮断した無核果実の結実率はいずれも全体を人工受粉したものに比べてやや劣ったが、全体を放任受粉したものに比べるとやや優れた。このことから、すべての果実を無核にすることにより果実間のsink力の差を小さくすると、外生的なホルモン処理をしなくても‘富有’の無核果実生産は可能なことが認められた。しかし、セイヨウナシでは有核果実を生産した樹体を3年間花粉遮断すると、単為結果性は1年目では高いがその後

低下するという報告(77)がある。その理由として、有核果実が着生した短果枝のオーキシン含量は無核果実が着生したものに比べて多いことから、樹体のオーキシン含量が減少するためだとされている。カキにおいてもこのような可能性は考えられるが、カキはセイヨウナシとは異なり隔年結果性の強いことが知られており、‘甲州百目’、‘御所’、‘豊岡’、‘禅寺丸’などの品種で著しい(50)ことや、カキとナシでは落果波相や離脱部位などにも相異がみられることから、結実の機構も異なるのかもしれない。

収穫果実の品質では、無核果実の果実重は樹体の違いにより異なるものの、いずれも平均種子数 5個前後の人工受粉果実と同様であり、放任受粉果実に比べて優れた。無核果実の果形は人工受粉果実に比べてやや偏平となったが、放任受粉果実と同程度であった。無核果実の硬度はやや低かったが、糖度は同程度であった。これらのことから、‘富有’の無核果実の品質は有核果実とほぼ同様に優れていることが認められ、さらに種なしの特徴を持つため極めて商品性が高くなるものと考えられた。

第5節 摘 要

カキ‘富有’および‘平核無’の単為結果性や無核果実の発育に及ぼす受粉の影響を調査し、‘富有’における単為結果性および無核果実の発育と果実間の同化産物の競合との関係を明かにするとともに、‘富有’と‘平核無’の単為結果性の差異についても検討した。

1. ‘富有’結果枝における単為結果は、結果枝上の3花蕾をすべて花粉遮断すると先端花蕾で優れたが基部花蕾でかなり劣った。同一結果枝に花粉遮断果実と受粉果実が混在すると、花粉遮断した果実は単為結果が劣った。このように、カキ‘富有’の単為結果性は花蕾の着生位置や受粉の有無により大きく変動するため、単為結果に及ぼす遺伝的要因は比較的小さいと考えられた。

2. ‘平核無’の結果枝における単為結果は花蕾の着生位置と受粉の有無により大きく変動することが認められ、その変動のパターンや花粉遮断果実の結実率は‘富有’とほぼ同様であった。このように、花蕾の同一着生条件では‘平核無’と‘富有’の単為結果性の形質発現は類似しており、両品種の単為結果に関する

遺伝的な差異は極めて小さいものと考えられた。

3. 同一結果枝内では、単為結果性の低い果実は単為結果性の高い果実に比べ果実発育が劣り、その後多くの果実が落果した。短い結果枝ではいずれの花蕾も単為結果性は低下した。結果枝の花蕾をすべて花粉遮断すると先端花蕾の単為結果性は高く、すべて受粉した果実の結実率より優れた。これらのことから、無核果実の落果は果実間の同化産物の競合により生じるもので、カキ‘富有’の単為結果は競合関係にある果実間の相対的なsink力の差に起因していると考えられ、無核果実より高いsink力をもつ果実がなければ、結実性が高まることが明らかとなった。

4. ‘富有’の同一結果母枝内の3結果枝において、受粉果実が存在すると基部の結果枝で単為結果はやや低下し、果実発育は発育第2期に劣ることが認められた。すべて花粉遮断すると単為結実果の発育は優れ、受粉果より優れるものも多くみられた。これらのことから、結果母枝内の異なる結果枝に着生する果実間でも同化産物の競合関係が認められたが、競合の強さは同一結果枝内の果実間より弱いと思われた。また、果実発育も競合関係にある果実間の相対的なsink力の差に起因していると考えられた。

5. 通常の栽培条件下において、主枝や樹体ごとにすべての果実を無核にすると比較的よく結実し、すべて受粉したものに比べて結実率はあまり低下せず、放任受粉のものよりやや優れた。収穫期における単為結実果は種子数が5個程度の受粉果に比べ果形がやや偏平であるものの、品質はほぼ同様に優れた。

第4章 同化産物の転流・分配と結実との関係

光合成同化産物の転流や分配を説明するために、同化産物の受容器官をsink、供給器官をsourceとする sink-sourceの概念が導入されており、同化産物の転流量が多いsink器官ではsink力が強いとされている(76)。

前章において、カキの結実は競合関係にある果実間の相対的なsink力の差に起因しており、無核果実より強いsink力を持つ果実がなければ単為結果性は高まると考えられた。

そこで本章では、安定同位元素である ^{13}C を用いてトレーサー実験を行い、前章で示したような単為結果性の異なる果実間における同化産物の転流量を調査し、競合関係にある果実間のsink力の差と単為結果性との関係を明らかにするとともに、カキ「富有」の単為結果性を高めるいくつかの条件について検討した。

第1節 結果枝における ^{13}C 標識同化産物の蓄積と結実

材料および方法

1991年、京都府立大学附属農場植栽の「富有」成木を用い、開花前に3蕾以上の花蕾を持つ結果枝が3本以上着生した結果母枝を30本選び、先端からの3結果枝について1結果枝3蕾に摘蕾し小袋をかけた。また、これとは別に150本の結果枝を無作為に選び1結果枝3蕾にして小袋をかけた。結果枝上の3花について、人工受粉(P)と花粉遮断(N)の組合せ(PN処理)により全受粉(PPP)、先端受粉(PNN)および花粉遮断(NNN)の3区を設け、人工受粉は開花時に「禅寺丸」花粉を用いて行った。結果母枝上の3結果枝にはそれぞれの区を設け、 $^{13}\text{C}\text{O}_2$ の処理に用いた。150本の結果枝については各処理区それぞれ50本とし、開花後経時的に落果調査を行った。また、開花時にはいずれの区も結果枝基部に環状剥皮処理を行った。

$^{13}\text{C}\text{O}_2$ 同化処理は開花時期および開花10、16、20日後にそれぞれ3結果母枝について行った。すなわち、結果母枝上の3結果枝を、厚さ0.05mm、容積120ℓの透明なポリエチレン袋で密閉被覆し、正午頃から3時間 $^{13}\text{C}\text{O}_2$ を同化させた。

$^{13}\text{C}\text{O}_2$ の発生は99%Ba $^{13}\text{CO}_3$ (ICON社 98.3atom%)に50% 乳酸を加えて行ったが、

CO_2 濃度が急激に高まらないように30分ごとに99% $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ 1g を用い、合計5回5gを処理した。また、ポリエチレン袋内の $^{13}\text{C}\text{O}_2$ が均一になるようにファンで袋内空気を攪拌した。

いずれも処理3日後に結果枝を採取し、葉と果実の着生位置の関係を記録し、葉、枝、ガク、果実に分け、新梢長、葉数、葉身長、葉幅長、種子数を調査した。結果枝ごとに、葉、枝、着生位置別のガクおよび果実をそれぞれ凍結乾燥した後乾物重を測定してミルで微粉末とした。 ^{13}C 及び全炭素量はYANACO安定同位体—全窒素・全炭素同時分析計 150-MT-60NC型を用いて測定した。ここで得られた ^{13}C atom% から自然界に存在する ^{13}C atom%を差引き ^{13}C atom% excessを求めた。各器官とも、 ^{13}C atom% excess に炭素率および乾物重を乗じてその器官の ^{13}C 蓄積量とし、同化産物の転流量や分配率を比較した。また、結果枝における果実の乾物重や ^{13}C 蓄積量は3果実の合計値を、 ^{13}C atom% excess は3果実の平均値を用いた。

結果

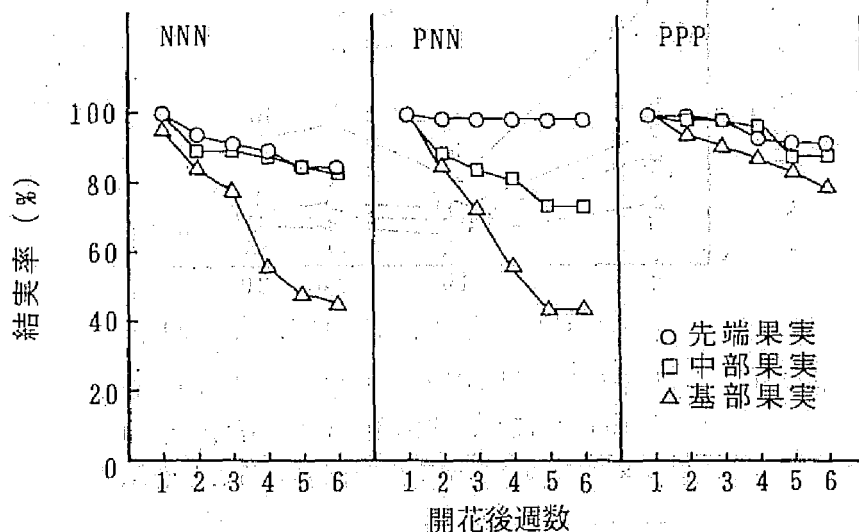
結実率の推移を第47図に示した。PNN区の先端果実はほとんど落果がみられなかった。NNN区及びPNN区の基部果実は落果が多く、開花2週間後で結実率は85%に低下し、開花5週間後では50%以下となった。NNN区の先端および中部果実やPPP区の果実はやや落果がみられたものの、開花6週間後の結実率はいずれもほぼ80%以上であった。

葉および枝の乾物重は開花後ほぼ一定であったが、果実では乾物重の増加が認められた(第48図)。ガクの乾物重は開花10日後に増加がみられたが、その後は一定であった。

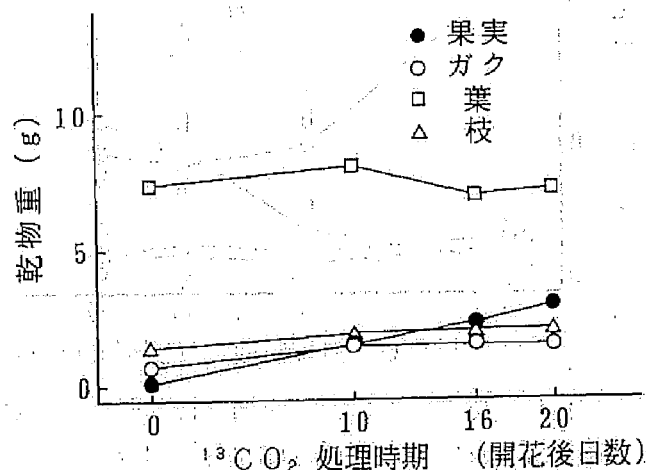
^{13}C 処理3日後における各器官の ^{13}C atom% excess を第49図に示した。果実ではいずれの時期も他の器官に比べ高い値で推移し、開花期に最も高く、その後急速に低下するが開花16日後では再び増加がみられた。開花期における他の器官の ^{13}C atom% excess はガク、葉、枝の順で高かったが、それらはその後低下して、いずれも低い値で推移した。

^{13}C 処理3日後における各器官の ^{13}C 蓄積量を第50図に示した。葉の ^{13}C 蓄積量は開花期に極めて多く、その後急速に減少して一定の値で推移した。果実の ^{13}C

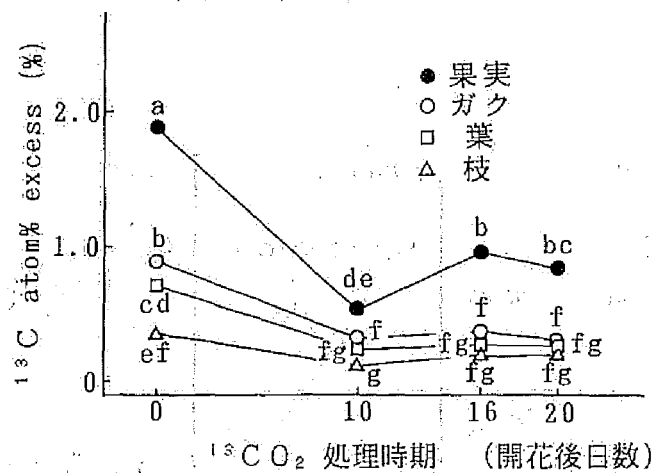
C蓄積量は開花期及び開花10日後では少ないが、その後増加して葉と同様の値となった。枝及びガクではいずれの時期も低い値で推移した。



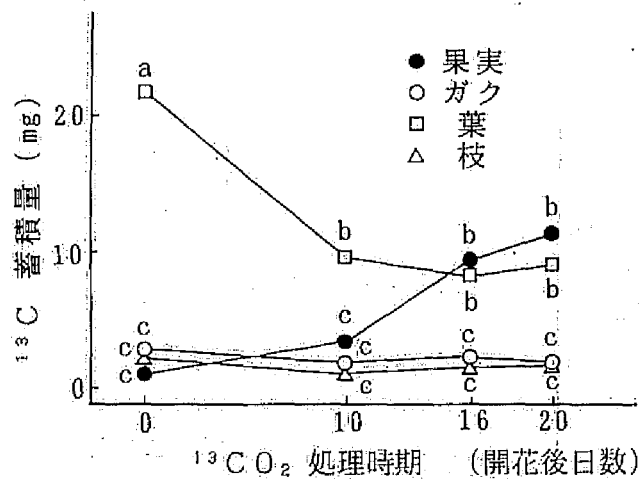
第47図 結果枝における人工授粉と花粉遮断の組合せ処理 (PN処理) と着果位置が結実に及ぼす影響
PPP; 全人工授粉、PNN; 先端人工授粉、NNN; 全花粉遮断



第48図 $^{13}\text{C O}_2$ 処理時期における結果枝各器官の乾物重の推移 (処理 3日後調査)

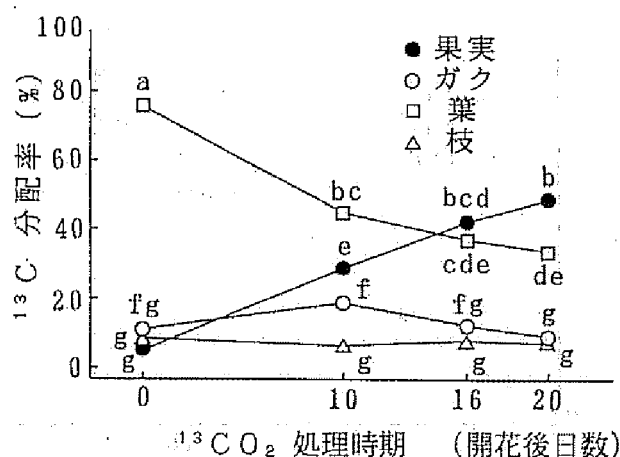


第49図 $^{13}\text{C}\text{O}_2$ 処理時期の違いが結果枝各器官の ^{13}C atom% excess に及ぼす影響 (処理 3日後調査)
異なる文字は 5%水準で有意差のあることを示す。



第50図 $^{13}\text{C}\text{O}_2$ 処理時期の違いが結果枝各器官の ^{13}C 蓄積量に及ぼす影響 (処理 3日後調査)
異なる文字は 5%水準で有意差のあることを示す。

^{13}C 処理 3日後の結果枝における各器官への ^{13}C 分配率を第51図に示した。開花期における葉の分配率は極めて高く、全体のほぼ 75%を占めていた。しかし、その後分配率は低下し、開花20日後ではほぼ 35%の分配率となった。果実の分配率は開花期には極めて低かったがその後増加して、開花20日後にはほぼ 50%となり葉の分配率を上回った。枝及びガクの分配率はいずれの時期も 10%前後でほぼ一定であった。



第51図 $^{13}\text{C}\text{O}_2$ 処理時期の違いが結果枝各器官の ^{13}C 分配率に及ぼす影響 (処理 3日後調査)
異なる文字は 5%水準で有意差のあることを示す。

第2節 人工受粉および花粉遮断果実における ^{13}C の蓄積と競合

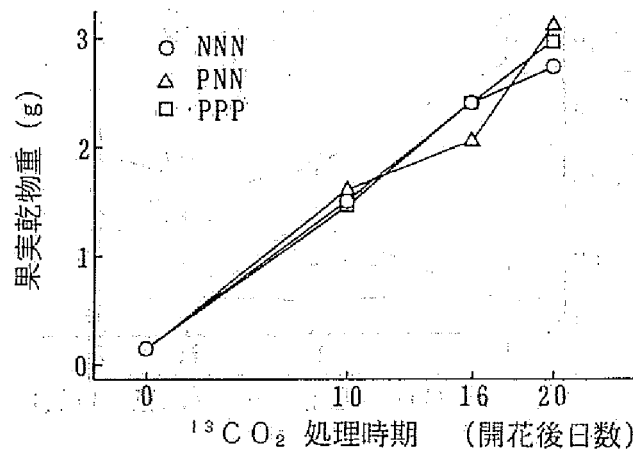
材料および方法

前節における PPP、PNNおよび NNN区の先端、中部、基部果実の分析値を用い、乾物重、 ^{13}C atom% excess および ^{13}C 蓄積量に関して、各区の平均値および先端果実と基部果実の経時的变化を調査した。PN処理における果実の ^{13}C 分配率は結果枝における総 ^{13}C 蓄積量に対する 3果実の総 ^{13}C 蓄積量の割合を示しており、先端果実および基部果実の ^{13}C 分配率は 3果実の総 ^{13}C 蓄積量に対するそれぞれの果実の ^{13}C 蓄積量の割合として示した。また、PN処理が先端果実と基部果実との同化産物の競合に及ぼす影響を明らかにするため、開花16および20日後の結果

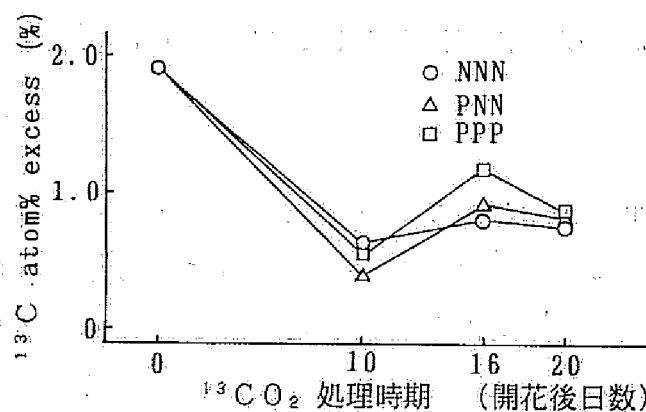
枝について、結果枝の果実 ^{13}C atom% excess に対する先端および基部果実の ^{13}C 蓄積量を調査した。

結果

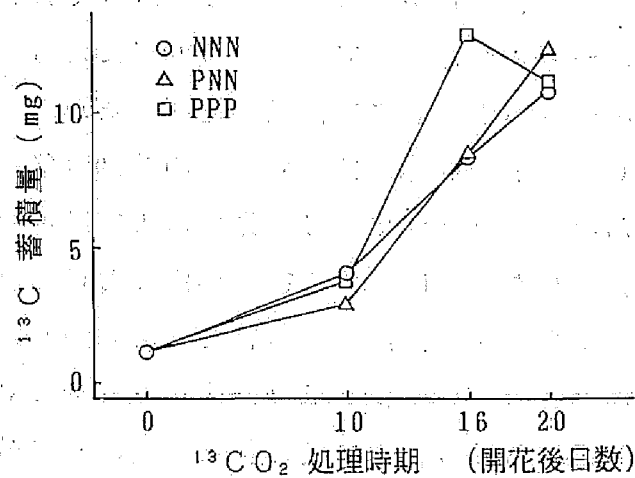
PPP、PNNおよび NNN区の乾物重や ^{13}C atom% excess はいずれの区もほぼ同様に推移した（第52、53図）。PPP区では ^{13}C 蓄積量が開花16日後に、分配率が開花20日後に他の区に比べて高かった（第54、55図）。



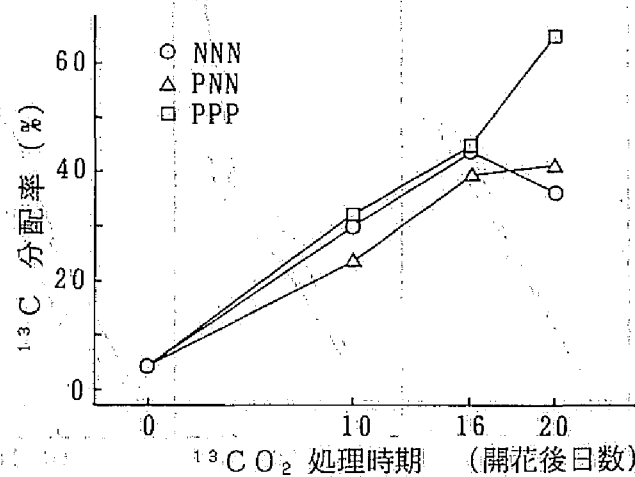
第52図 結果枝におけるPN処理が果実の乾物重に及ぼす影響（ $^{13}\text{C}\text{O}_2$ 処理 3日後調査）
PPP; 全人工受粉、PNN; 先端人工受粉、
NNN; 全花粉遮断



第53図 結果枝におけるPN処理が果実の ^{13}C atom% excessに及ぼす影響（ $^{13}\text{C}\text{O}_2$ 処理 3日後調査）
PPP; 全人工受粉、PNN; 先端人工受粉、
NNN; 全花粉遮断

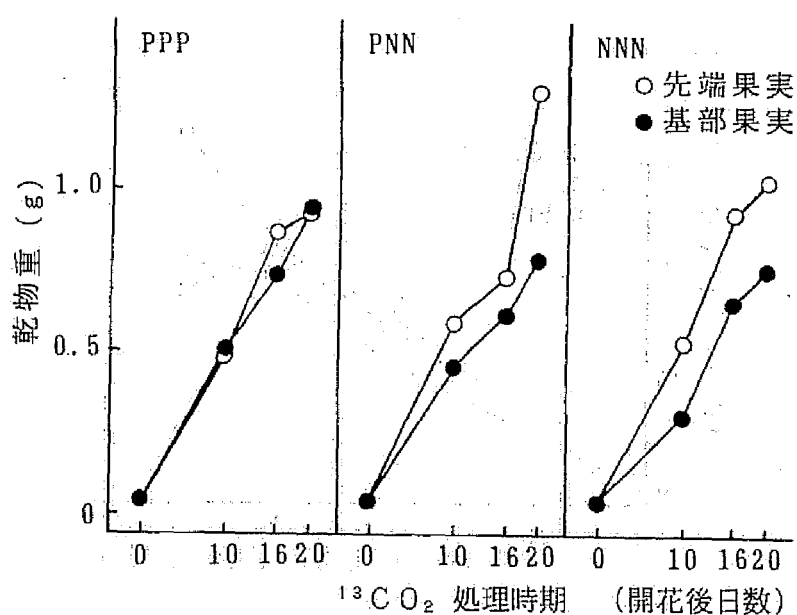


第54図 結果枝におけるPN処理が果実の¹³C蓄積量に及ぼす影響 (¹³C O₂ 処理 3日後調査)
PPP;全人工受粉、PNN;先端人工受粉、
NNN;全花粉遮断

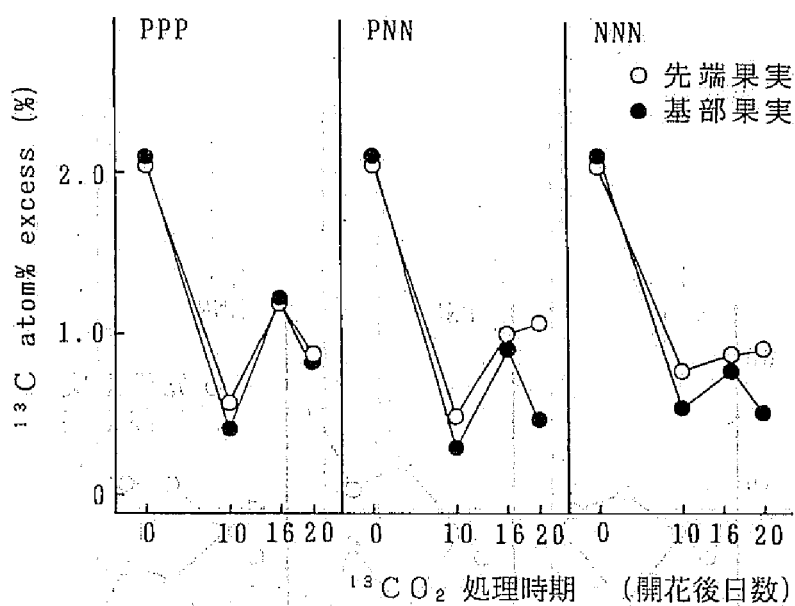


第55図 結果枝におけるPN処理が果実の¹³C分配率に及ぼす影響 (¹³C O₂ 処理 3日後調査)
PPP;全人工受粉、PNN;先端人工受粉、
NNN;全花粉遮断

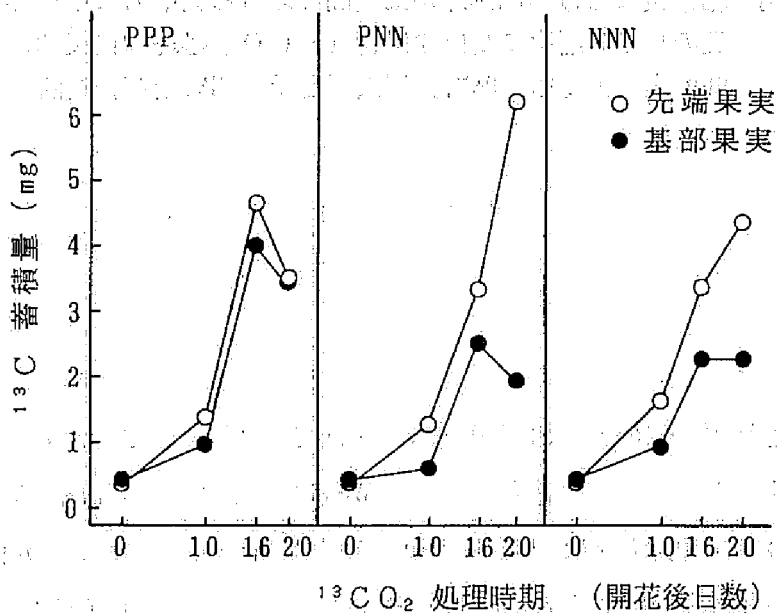
各区の先端および基部の果実についてみると、PPP区の果実乾物重は先端果実と基部果実はほぼ同様に推移したが、PNNおよびNNN区では先端果実が大きく、基部果実が小さい傾向がみられた（第56図）。PPP区における先端および基部果実の ^{13}C atom% excess はいずれもほぼ同様に推移したが、PNNおよびNNN区における基部果実の ^{13}C atom% excess はいずれも開花20日後に先端果実より低い傾向がみられた（第57図）。PPP区における先端および基部果実の ^{13}C 蓄積量はいずれもほぼ同様に推移したが、PNNおよびNNN区における基部果実の ^{13}C 蓄積量は先端果実に比べ低く推移する傾向がみられた（第58図）。また、開花16および20日後における基部果実の ^{13}C 蓄積量はPPP区がPNNやNNN区より明らかに多かった。PNNおよびNNN区における先端果実と基部果実の ^{13}C 分配率は、開花後の日数が経過するにつれて先端果実で高く、基部果実で低くなる傾向がみられたが、PPP区では一定の傾向がみられなかった（第59図）。



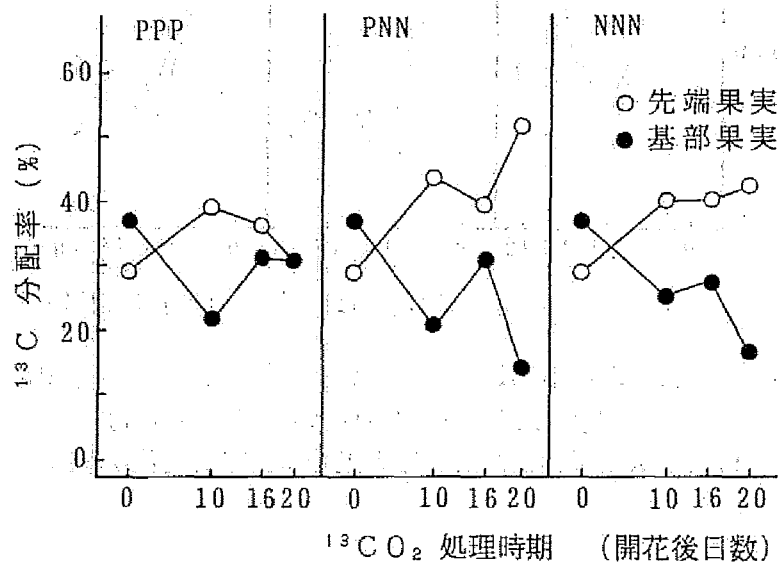
第56図 結果枝におけるPN処理が先端および基部果実の乾物重に及ぼす影響 ($^{13}\text{C}\text{O}_2$ 処理 3日後調査)
 PPP; 全人工受粉、PNN; 先端人工受粉、
 NNN; 全花粉遮断



第57図 結果枝におけるPN処理が先端および基部果実の ^{13}C atom% excess に及ぼす影響 ($^{13}\text{C O}_2$ 処理 3日後調査)
PPP; 全人工受粉、PNN; 先端人工受粉、NNN; 全花粉遮断

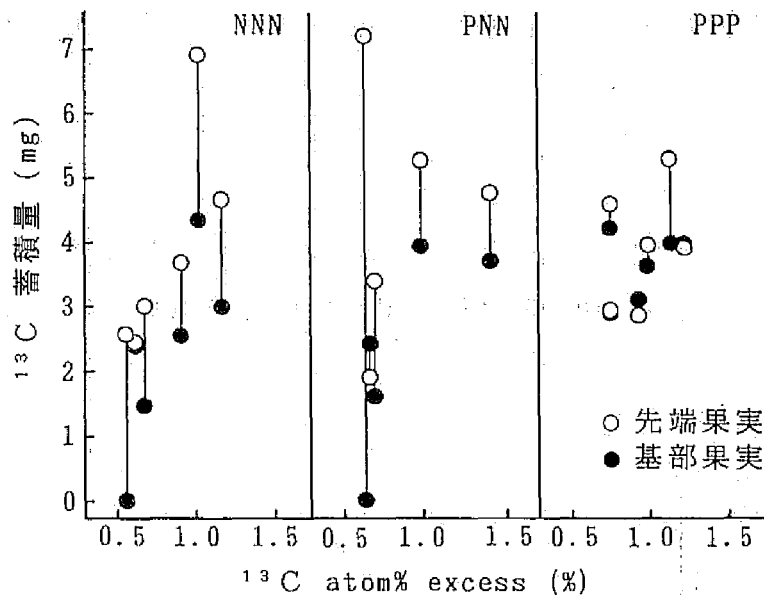


第58図 結果枝におけるPN処理が先端および基部果実の ^{13}C 蓄積量に及ぼす影響 ($^{13}\text{C O}_2$ 処理 3日後調査)
PPP; 全人工受粉、PNN; 先端人工受粉、NNN; 全花粉遮断



第59図 結果枝におけるPN処理が果実間における先端および基部果実の ^{13}C 分配率に及ぼす影響 ($^{13}\text{C}\text{O}_2$ 処理 3日後調査)
 PPP:全人工受粉、PNN:先端人工受粉、NNN:全花粉遮断

さらに、開花16及び20日後の結果枝について、果実 ^{13}C atom% excess に対する先端果実と基部果実の ^{13}C 蓄積量を第60図に示した。PNNやNNN区では先端果実と基部果実の ^{13}C 蓄積量は異なり、果実 ^{13}C atom% excess が低下すると基部果実の ^{13}C 蓄積量は減少する傾向がみられた。しかし、PPP区では結果枝の果実 ^{13}C atom% excess にかかわらず先端果実と基部果実の ^{13}C 蓄積量はほぼ同様であった。また、結果枝の果実 ^{13}C atom% excess が1.0前後から大きくなると、NNN区の無核果実の ^{13}C 蓄積量はPPP区の有核果実に比べて多い場合もみられた。



第60図 結果枝におけるPN処理が落果開始期の果実の ^{13}C atom% excessに対する先端および基部果実の ^{13}C 蓄積量に及ぼす影響
PPP;全人工受粉、PNN;先端人工受粉、NNN;全花粉遮断

第3節 果実の ^{13}C 蓄積に及ぼす要因の解析

材料および方法

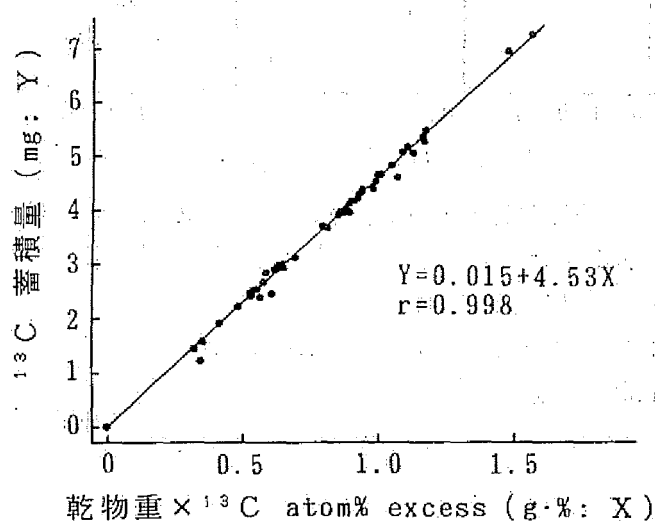
前節において、結果枝の果実 ^{13}C atom% excessが低下すると基部果実の ^{13}C 蓄積量は減少する傾向がみられており、第1節では、果実の ^{13}C atom% excess、 ^{13}C 蓄積量および ^{13}C の果実への分配率は開花16日後と20日後との間で差が認められなかったもので、これらの分析値を用いて、結果枝における果実の同化産物の蓄積に及ぼす葉面積や種子数などの要因を解析した。

とくに、葉面積については結果枝により葉数が大きく異なるので、本解析では結果枝基部から先端果実の着生位置までの積算葉面積(LA0)を求め、そこから先端方向に最大13葉位まで1葉位ごとに葉面積を積算し(LA1, LA2, ...)、

それぞれの値を葉位別の積算葉面積とした。なお、13葉位に満たない短い結果枝ではその最大葉位までの積算葉面積を13葉位における積算葉面積（LA13）とした。

結果

果実の ^{13}C 蓄積量は果実乾物重と ^{13}C atom% excess との積を説明変数とすることにより、相関係数が $r=0.998$ と極めて高い直線関係が認められた（第61図）。

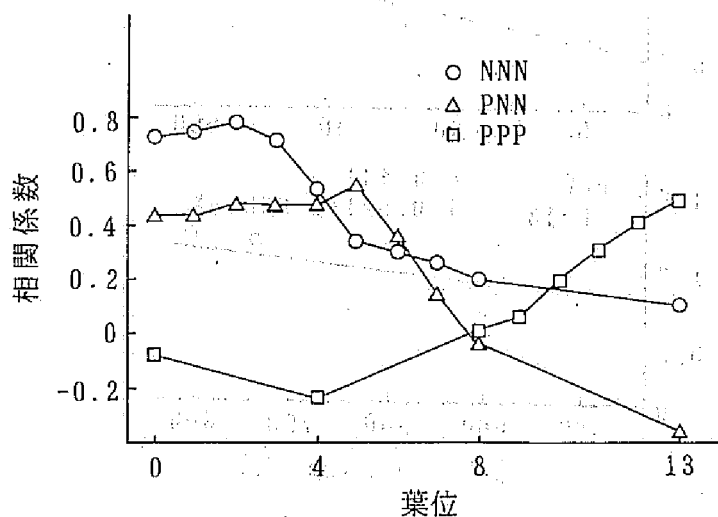


第61図 果実における乾物重 \times ^{13}C atom% excess (X) と ^{13}C 蓄積量 (Y) との関係

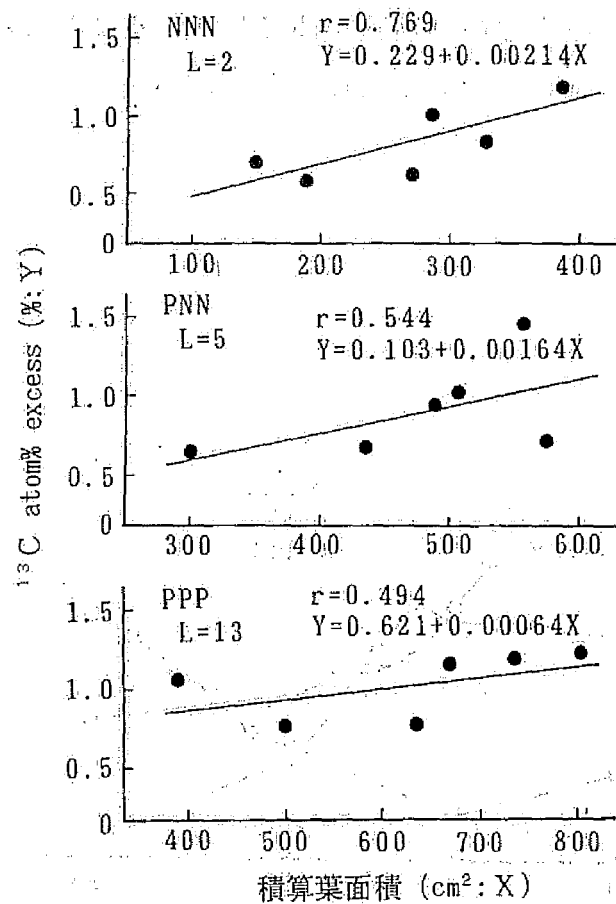
そこで、結果枝における果実の ^{13}C atom% excess に及ぼす要因の解析を行った。

結果枝の果実 ^{13}C atom% excess と葉位別積算葉面積との単回帰分析を行った。LA0 からLA13までの相関係数の推移を第62図に示した。NNN区ではLA0 からLA3 まで高い相関係数を示し、LA2 で最も高く $r=0.769$ であった。しかし、LA4 より葉位が増すにつれて相関係数は低下した。PNN区はLA5 まで比較的相関係数は高く、LA5 のときに $r=0.554$ と最も高い相関係数が得られた。PPP区は果実付近の葉位では相関係数が低く、葉位が増すにつれ相関係数は高まり、

LA13で最も高い相関係数 $r=0.494$ を示した(第63図)。しかし、果実の平均 ^{13}C atom% excessと積算葉面積との間に10%の有意水準で相関があるといえるものは、NNN区のLA1およびLA2のみであった。このことは果実の ^{13}C atom% excessに対して、NNN区では果実付近の葉面積が強く関与していることを示しており、PPP区では結果枝全体の葉面積が関与していることを示している。しかし、PPP区やPNN区では他の要因も果実の ^{13}C atom% excessに強く関与していると思われる。



第62図 結果枝における異なるPN処理の果実の ^{13}C atom% excessと葉位別の積算葉面積との単相関係数の推移
 PPP;全人工受粉、PNN;先端人工受粉、
 NNN;全花粉遮断
 葉位は先端果実着生位置を0として結果枝先端方向に数え、積算葉面積は結果枝基部から葉位までの葉面積とする。



第63図 結果枝における異なるPN処理の果実の
 ^{13}C atom% excess (Y) と積算葉面積
(X) との関係

PPP:全人工受粉、PNN:先端人工受粉

NNN:全花粉遮断

L:先端果実着生位置からの葉位

そこで、結果枝における果実の ^{13}C atom% excess と種子数や葉の ^{13}C atom% excess との関係を調べた（第10表）。種子数との関係をみると、PNN区の相関係数は $r=0.586$ であったがPPP区では $r=0.120$ と低かった。葉の ^{13}C atom% excess との関係ではNNN区では $r=0.509$ 、PNN区では $r=0.828$ およびPPP区では $r=0.760$ と相関係数はいずれも高かった。葉の ^{13}C atom% excess と葉面積を説明変数とする重回帰分析を行ったところ、NNN区では $r=0.771$ 、PNN区では $r=0.947$ およびPPP区では $r=0.765$ となった。一方、葉の ^{13}C atom% excess と種子数を説明変数とすると、PNN区では $r=0.870$ でPPP区では $r=0.807$ であった。そこで、葉の ^{13}C atom% excess、葉面積および種子数を説明変数とすると、PNN区では $r=0.991$ となり、PPP区では $r=0.999$ といずれも極めて高い相関係数が得られた。これらのことから、結果枝における果実の ^{13}C atom% excess に対して葉面積と葉の ^{13}C atom% excess が強く関与しており、有核果実ではさらに種子数も関与していることが示された。

第10表 結果枝における果実の ^{13}C atom% excess に及ぼす要因解析

目的変数	説明変数 (X)	相関係数		
		NNN	PNN	PPP
果実の ^{13}C	葉面積	0.769	0.544	0.494
	種子数	—	0.586	0.120
atom% excess	葉の ^{13}C atom% excess	0.509	0.828	0.760
	葉の ^{13}C atom% excess、葉面積	0.771	0.947	0.765
	葉の ^{13}C atom% excess、種子数	—	0.870	0.807
	葉の ^{13}C atom% excess、葉面積、種子数	—	0.991	0.999

また、 ^{13}C 処理間で $^{13}\text{C O}_2$ 処理濃度が異なれば、葉の ^{13}C atom% excess の値に影響を及ぼす可能性があるため、処理間で葉の ^{13}C atom% excess に偏りがないかを調べるために分散分析を行った結果、分散比は1.04であり（第11表）、 ^{13}C 処理間では葉の ^{13}C atom% excess に偏りがないことが示された。

第11表 $^{13}\text{C O}_2$ 処理間の葉の ^{13}C atom% excess 値の分散分析

	平方和	自由度	分 散	分散比
全体	0.12	17		
処理	0.04	5	0.01	1.04
誤差	0.09	12	0.01	

第4節 考 察

植物の光合成同化能力や同化産物の転流および物質生産を説明するために、sink-source関係の概念が導入され、その後、Warren(76)によって sink力= sinkサイズ×sink活性、source力= sourceサイズ×source活性と定義された。さらにWarren(76)は、これを乾物生産に置き換えるとsink力は1日あたりの乾物増加量 ($\text{g} \cdot \text{day}^{-1}$)、sinkサイズは乾物重(g)、sink活性は相対生長率 ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$) に相当することを示した。一方、安定同位元素 ^{13}C の炭酸同化処理において、処理期間に同化された炭素がある器官に蓄積した絶対量は、 $100 \times \text{器官の全炭素量} \times \text{器官の } ^{13}\text{C} \text{ atom\% excess} \div \text{同化箱内の空気中の } ^{13}\text{C} \text{ atom\% excess}$ として求められる(39, 40)。また、sink器官におけるこの値は同化産物の転流による炭素増加量なので、sink力に相当する。本実験において ^{13}C の同化処理はいずれも同じ条件で行ったため、空気中の ^{13}C atom% excess をほぼ一定とすると、全炭素量× ^{13}C atom% excess の値、すなわち器官における ^{13}C の蓄積量は処理期間中に同化した炭素がその器官に蓄積した絶対量にほぼ比例するので、枝、子房及びガク

の ^{13}C 蓄積量はそれぞれの相対的なsink力に相当すると考えられた。また、果実の ^{13}C 蓄積量と乾物重 \times ^{13}C atom% excess の値とは相関係数 $r=0.998$ と極めて強い直線関係が認められたので、 ^{13}C atom% excess は相対的なsink活性に相当すると考えられた。

果実のsink活性はいずれの時期も他の器官に比べ高く、開花期で最も高かった。イチゴ(52)では、開花期のsink活性は最も低いことが認められているが、本実験では開花後の果実のsink活性は低下しており、カキとイチゴでは果実のsink活性の推移はやや異なると思われる。開花期では、果実のsink活性は高いがsinkサイズは極めて小さいので、果実のsink力は小さかったが、開花10日後からsink力は高まり、開花20日後には結果枝における果実への ^{13}C 分配率は葉よりも高くなるので、このころから果実は結果枝における主要なsink器官となることが明らかとなった。

葉の ^{13}C 蓄積量は開花期で極めて多いが開花10日後には減少し、その後一定の値で推移した。展葉を開始した葉は他の成熟葉から同化産物を受容するのでsink器官であり、葉がほぼ成熟すると同化産物の流入がなくなり、source器官として機能することが知られている(72)ので、カキの開花期における葉は主にsink器官として働いているが、開花10日後からはほぼsource器官として機能していると推察された。また、本実験ではいずれの結果枝も開花期にすでに新梢生長は停止していたが、第1章の結果から、開花期に新梢生長が停止している結果枝でも、開花20日頃までは葉面積の拡大や葉重の増加がみられるので、開花後10日以降も葉における同化産物の蓄積量が比較的多いのはこのためだと思われる。

結果枝に着生する3花蕾について、人工受粉(P)と花粉遮断(N)処理の組合せ(PN処理)により、全受粉(PPP)、先端受粉(PNN)および全花粉遮断(NNN)処理を行ったが、これらの間には果実の乾物重や ^{13}C 蓄積量に顕著な違いはみられなかった。しかし、それぞれの区の前部果実と基部果実についてみると、落果が少なかったPPP区では乾物重や ^{13}C 蓄積量は先端および基部果実ともほぼ同様に推移したが、基部果実の落果が多かったPNNとNNN区では、乾物重や ^{13}C 蓄積量はいずれも先端果実 비해基部果実で低く推移した。とくに開花16および20日後では、PNNやNNN区の基部果実の ^{13}C 蓄積量は落果があまりみられなかった先端果実に比べて明らかに少なかった。このことから、カキの無核果実は果実への

同化産物の転流量が減少して落果に至ることが明らかとなった。さらに、基部果実における ^{13}C の分配率は PNNや NNN区では次第に低下しており、落果の多い基部の無核果実では、落果の少ない先端果実に比べ、早い時期から同化産物の転流が低下し始めていることが認められた。これらのことは、落果の多い無核果実が早い時期から他の果実と同化産物の競合関係にあり、落果の多い無核果実への同化産物の転流量が次第に低下していることを示しており、カキの無核果実の落果は同化産物の転流量の減少によって誘起されるものと考えられた。

さらに、開花16および20日後の PNNと NNN区における ^{13}C 蓄積量は、先端果実と基部果実との間で差異がみられたことから、同化産物の転流方向には明らかな優劣関係が生じており、両果実は同化産物の競合関係にあることが認められた。また、落果の多かった基部果実のsink力は落果の少ない先端果実に比べて低く、結果枝における果実のsink活性が低くなるにつれ、さらに低下した。しかし、落果の少なかった PPP区では先端果実と基部果実への転流量の差が小さく、同化産物の転流方向に優劣関係はみられなかった。これらの果実のsink力はほぼ同程度であり、結果枝における果実のsink活性が低下してもsink力が極めて低下する果実はみられなかった。これらのことから、sink力の極めて劣る果実が落果することは明らかであり、同化産物の競合関係にある果実間にsink力の差があれば、結果枝における果実のsink活性が低いとき、sink力の劣る果実への同化産物の転流量は極めて少なくなり、落果に至ると考えられた。

受粉果実のsink力は比較的高かったが、先端の花粉遮断果実のsink力も高く、受粉果実より優れる場合もみられ、sink力の高い無核果実は単為結果性の優れることが認められた。しかし、基部の花粉遮断果実の中にはsink力が極めて低いものもみられ、同じ無核果実でもsink力に大きな違いがみられた。Ho (22) はsink器官が遺伝的に持つ最大のsink力を潜在的sink力 (potential sink strength) としており、同じ転流系に競合するsink器官が存在し、同化産物の供給量が不十分な場合には、これらの器官のsink力は潜在的sink力より低くなると述べている。本実験では 1結果枝 3果実着生させており、同化産物の供給量は不十分であると考えられる。そのなかで、潜在的sink力からの低下が比較的少なかったのは受粉果実や先端の花粉遮断果実であった。このことは、無核果実のsink力が有核果実に比べて低下しやすいものの、競合する果実間において同化産物の受容に関して

優位にある果実ではsink力の低下が比較的小さいことを示している。このように、種子の有無は果実のsink力に強く影響を及ぼすが、果実のsink力は有核果で高く、無核果で低い、というような固定されたものではなく、競合関係にある果実との同化産物の受容に関する優劣関係や同化産物の供給量の多少など、果実の着生条件によっても果実のsink力は大きく変動すると考えられた。無核果実が有核果実と競合関係にあると無核果実のsink力は低下して落果に至る可能性が高いと考えられるが、有核果実が存在しなければ、無核果実のsink力は高く保たれており、このとき無核果実は単為結果すると考えられた。

結果枝における果実のsink活性が低いと、sink力の劣る果実への同化産物の転流が減少して落果が多くなると考えられるので、結果枝における果実のsink活性に影響を及ぼす要因について解析を行った。果実肥大を高めるためには葉果比が重要であるといわれており、摘果基準としても一般に用いられていることから、先ず葉面積との関係を求めた。NNN区では結果枝における果実のsink活性と果実付近の積算葉面積との相関係数が高く、先端果実から2葉目までの積算葉面積（LA2）で最も高い相関係数 $r=0.769$ が得られ、強い直線関係が認められた。しかし、葉位が増すにつれて相関係数は急速に低下した。これに対し、PPP区の結果枝における果実のsink活性との相関係数は、果実付近の積算葉面積で低いが、葉位が増すにつれて次第に高まり、最大の13葉目までの積算葉面積で最も高かった。このことから、無核果実のsink活性に寄与しているのは主に果実付近の葉面積であることが認められた。また、無核果実への同化産物の転流に関与する葉は果実付近の比較的狭い範囲に限られており、無核果実は果実付近の葉面積が小さければ果実のsink活性が低下することから、それらの限定された葉からの同化産物の供給量が低下すると果実発育の低下や落果をきたすような受動的なsink特性を持つと推察された。一方、有核果実では結果枝の全ての葉が果実への同化産物の転流に関与しており、果実付近の葉からの同化産物の供給量が減少しても、より広い範囲から同化産物の供給が受けられるような能動的なsink特性を持つことが推察された。このことから、無核果実は有核果実に比べ日照不足などの不十分な環境条件に対して敏感に反応し、落果しやすいように思われる。

PPP、PNNおよびNNN区の結果枝における果実のsink活性に対する葉の ^{13}C atom% excessの単相関係数はそれぞれ $r=0.760$ 、 0.828 および 0.509 であった。

このように、単相関係数は NNN区ではやや低いものの、PPPや PNN区ではいずれも高く、葉の ^{13}C atom% excess は結果枝における果実のsink活性に大きな影響を及ぼすことが認められた。葉の ^{13}C atom% excess は、葉で同化した炭素量から各sink器官への転流による流出量を差し引いた残余の葉重当りの ^{13}C 蓄積量である。物質の代謝速度や転流速度などを推定する手法としてコンパートメントモデル解析が知られている (71)。葉における同化炭素の動態に関する2コンパートメントモデル解析によれば、葉中のシュクロースには転流プールと貯蔵プールがあり、同化炭素の60~80%が転流プールに存在することが推定されている (12)。そこで、本実験における葉の ^{13}C atom% excess は貯蔵プールの同化炭素量と関連するものと推察された。一般に、転流プールはそのサイズは小さいが活発に代謝回転しており、貯蔵プールはサイズは大きい代謝回転は小さいと考えられており (81)、貯蔵プールへの同化炭素の分配や、そこからの放出は光条件などで変動するとされている (42) が、sinkとの関係など詳細にはわかっていない。しかし、本実験において葉の ^{13}C atom% excess の値が高い結果枝では果実の ^{13}C atom% excess の値も高く、結果枝における ^{13}C 蓄積量は多いことが認められ、光合成同化能力の高さと結果枝における果実のsink活性とは密接に関係していることが示唆された。また、NNN区で結果枝における果実のsink活性と葉の ^{13}C atom% excess との相関係数がやや低かったのは、NNN区の結果枝における果実のsink活性に強く関与するのは果実付近の葉であるが、葉の ^{13}C atom% excess は結果枝に着生する全葉の分析値であるためと推察され、個葉ごとに分析を行えば、果実付近の ^{13}C atom% excess は無核果実のsink活性に強く影響を及ぼしているのかもしれない。

葉の ^{13}C atom% excess、葉面積および種子数を説明変数とする重回帰分析では、結果枝における果実のsink活性に対する寄与率は PNN区で 98.2%、PPP区で 99.8%と極めて高い値が得られた。この結果は、カキ‘富有’の結実や果実発育に関してこれまでに示されている葉果比の確保や種子形成および光条件の重要性などの一般的な見解と一致していると考えられた。今後、葉の ^{13}C atom% excess に及ぼす要因や光合成能との関係および環境条件の変動などによる果実のsink活性に対する各要因の寄与率の変化など、さらに詳細に検討する必要がある。

これらのことから、カキ‘富有’ではsink力の高い無核果実は単為結果するこ

とが明らかとなった。そこで、無核果実のsink力を低下させるような有核果実を着生させないことや、無核果実の高いsink力が保てるように十分な葉面積が確保できる位置に無核果実を着生させること、あるいは葉の光合成能力が十分発揮できるような日照条件を整えることなどにより、安定した‘富有’の無核果実生産が行えるものと考えられた。

第5節 摘 要

本章では安定同位元素 ^{13}C を用い、カキ‘富有’結果枝における同化産物の転流の実態を調査し、単為結果性と果実のsink力やsink活性との関係を明らかにするとともに、果実のsink活性に及ぼす要因についても解析した。

1. Warren (76) によるsink力およびsink活性の定義に基づくと、各器官の ^{13}C 蓄積量は相対的なsink力を表わしており、果実では ^{13}C 蓄積量を目的変数、乾物重 \times ^{13}C atom% excess を説明変数とすると相関係数 $r=0.998$ と極めて高い直線関係が認められたので、 ^{13}C atom% excess は相対的なsink活性を表わすと考えられた。

2. 果実のsink活性は開花時期が最も高かったが、果実のsink力は開花時期で最も低く、その後増加して開花16日後には果実が主要なsink器官となった。葉のsink力は開花時期で最も高く、その後やや低下するものの比較的高い値で推移した。

3. 3花蕾をすべて受粉した結果枝では、先端果実と基部果実の ^{13}C 蓄積量はほぼ同様であり、いずれも落果は少なかった。3花蕾のうち基部花蕾を花粉遮断した結果枝では、果実間の ^{13}C 分配率は基部果実で徐々に低下して、基部果実の ^{13}C 蓄積量は先端果実に比べて少なくなり、果実間の同化産物の競合が認められた。その後、基部の花粉遮断果実では落果が多くみられ、カキの無核果実は果実への同化産物の転流量が減少して落果に至ることが明らかとなった。

4. 結果枝に着生する3花蕾をすべて受粉した区では、同じ結果枝に着生する先端果実と基部果実のsink力はほぼ同様であり、いずれも落果は少なかった。基部花蕾を花粉遮断した区では、同じ結果枝に着生する先端果実と基部果実との間にsink力の違いがみられ、基部果実は先端果実に比べてsink力が低く、落果が多かった。また、落果の少なかった先端の花粉遮断果実はsink力が受粉果実より高い

場合も多くみられ、無核果実のsink力は必ずしも有核果実に比べて低くないことが認められた。これらのことから、競合する果実間では相対的にsink力の低い果実が落果し、sink力の高い無核果実は単為結果することが明らかとなった。

5. すべて花粉遮断した結果枝における果実のsink活性は、先端果実より2葉目までの積算葉面積と葉の ^{13}C atom% excess を説明変数とする重回帰分析では相関係数が $r=0.771$ と高かった。先端受粉およびすべて受粉を行った結果枝における果実のsink活性は、葉の ^{13}C atom% excess、種子数および全葉面積を説明変数とする重回帰分析ではそれぞれ相関係数が $r=0.991$ および $r=0.999$ と極めて高かった。

第5章 「富有」の無核化による結実安定技術

カキ「富有」は品質が極めて優れ、わが国の代表的な完全甘ガキ品種である。

「富有」は「平核無」のように脱渋の必要がないため、品質は安定しており出荷後の日持ちも良好で、経済性は優れている。しかし、無核品種の「平核無」に対して「富有」は含種子数が比較的多いため食べにくいのが欠点であり、「富有」と同様に優れた品質を持つ無核の完全甘ガキが永年求められてきた。

第3章において、「富有」の無核果実生産の可能性が示され、無核果実の品質は有核果実とほぼ同様に優れた。しかし、これらの無核果実は開花前に小袋をかけて花粉を遮断することにより種子形成を調節したものであり、多大な労力を必要とするために実際栽培では経済性が極めて低いものと考えられる。

そこで本章では、「富有」の受精過程について調査し、実際栽培で応用可能な簡便な無核化技術について検討した。

第1節 胚のうの形成過程と受精の様相

第2章において樹体の違いにより種子形成の異なることが認められた。そこで本節では、カキ「富有」の胚のうの形成過程と受精の様相を明らかにし、種子形成に差異を生じる原因について調査した。

材料および方法

1988年、京都府立大学附属農場植栽の17年生「富有」を用い、1結果枝4蕾以上着生する結果枝を選び、5月2、9、17、23日および開花日の6月1日に花蕾を採取してFAAで固定した。採取した花蕾は開花日の結果枝長により、15cm区(10～20cm)、25cm区(20～30cm)および35cm区(30～40cm)に区分した。各区10花蕾からそれぞれ8個の胚珠を摘出し、n-ブタノールシリーズで脱水し、パラフィン包埋後回転式ミクロトームで10 μ mの切片を作成し、酸性フクシンとファーストグリーンで二重染色して光学顕微鏡で胚のうを観察した。開花時期に各区とも「禅寺丸」花粉で人工受粉し、収穫時期に種子数を調査した。25cm区は受粉1、3、6、12、18、24、48および72時間後にそれぞれ5花を採取し、花柱上部、花柱中

部、花柱基部、子房上部、子房中部、珠孔部のパラフィン切片を作成し、アニリンブルーで染色後、花粉管数を蛍光顕微鏡で調査した。また、花粉を遮断した果実と人工受粉した果実を経時的に採取し、受精の様相や不受精胚のうの形態変化を観察した。なお、胚乳の遊離核分裂が認められたものを受精とした。

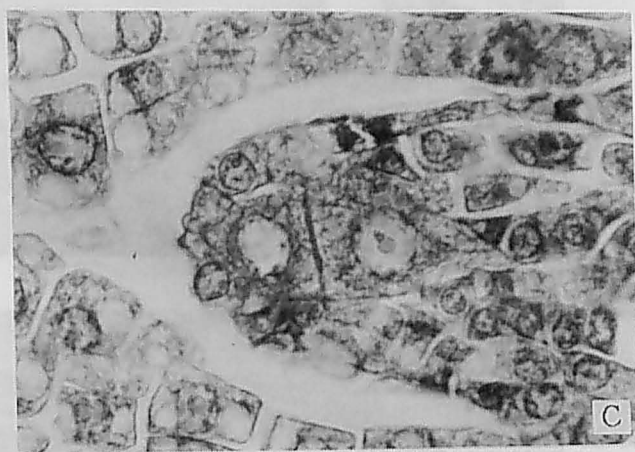
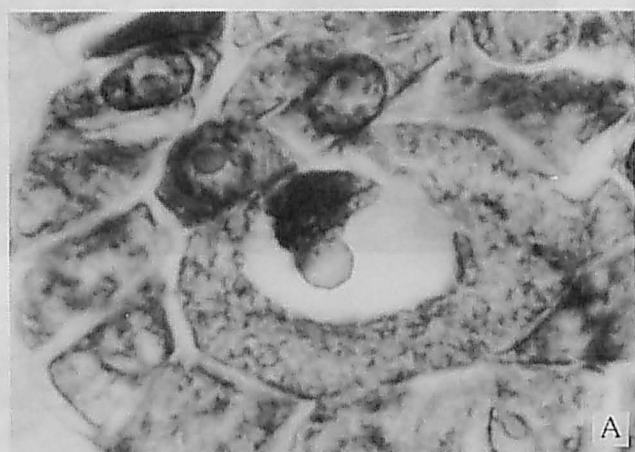
1989年、同農場植栽の‘富有’36年生樹、18年生樹および9年生樹をそれぞれ1樹ずつ供試した。開花日に各樹から10花を採取し、各花それぞれ8個の胚珠についてパラフィン切片を作成し、胚のうの形態を観察した。また、各樹とも開花日に‘禪寺丸’花粉を人工受粉し、受粉35日後に種子数を調査した。36年生樹および9年生樹は受粉5日後に30果を採取し、各果実から8個の胚珠を摘出してパラフィン切片を作成し受精の様相を観察した。

結果

カキ‘富有’胚のう母細胞の成熟分裂過程を第64図に示した。開花3週間前（5月9日）には胞原細胞がみられ、開花2週間前（5月17日）にはAのような胚のう母細胞となった。その後、胚のう母細胞は減数分裂を始め、Bのような成熟第1分裂中期の分裂像がみられた。成熟第1分裂が終了すると、Cのように大孢子2分子となった。その後、成熟第2分裂が終了しDのような大孢子4分子となった。

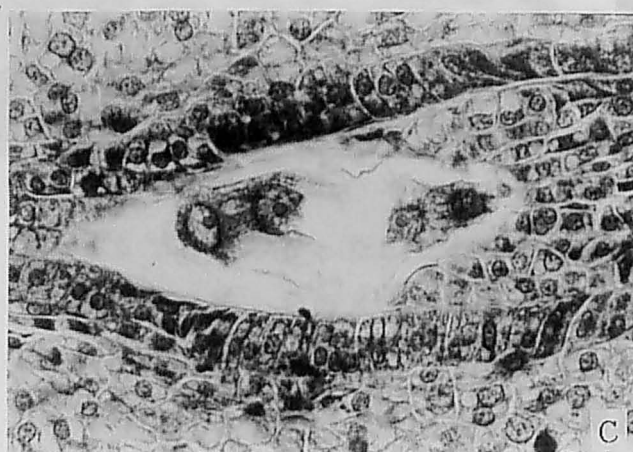
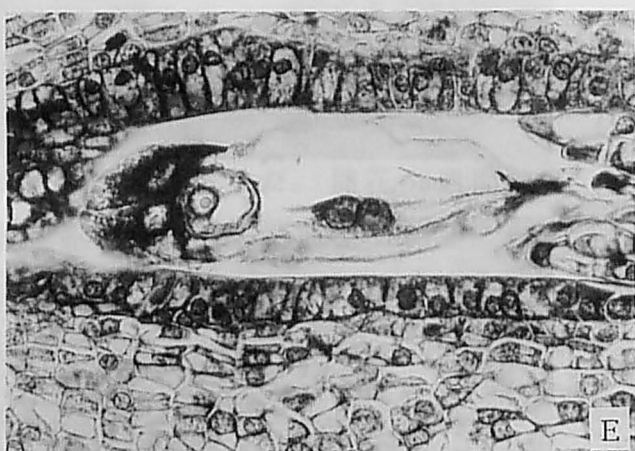
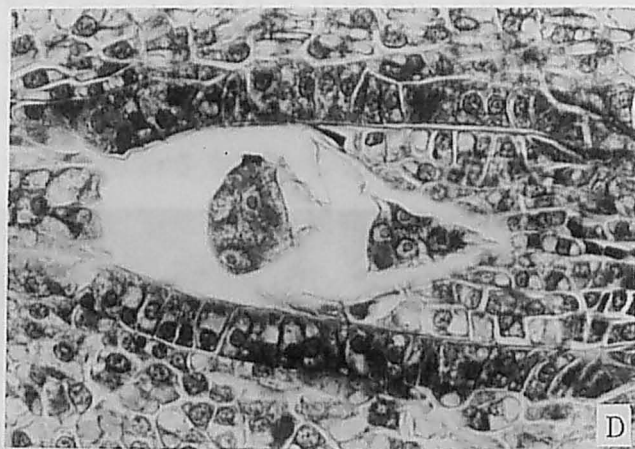
胚のうの発育を第65図に示した。成熟分裂で生じた4個の大孢子のうち3個は退化し、合点に近い1個の大孢子が発育してAのような胚のう細胞となった。胚のう内の1核は分裂してBのように2核となり、1個は珠孔側に位置し、他の1個は合点側に位置した。その後分裂してCのように4核となり、さらに分裂してDのような8核となった。これらの分裂像は開花1週間前（5月23日）に多くみられた。その後、Eのように珠孔側および合点側の4核のうちそれぞれ1核が中央部に移動して極核となり、反足細胞は退化、消失した。珠孔側の3核のうち最も大きいものが卵細胞であり、他は助細胞である。ほとんどの胚のうは、すでに開花時期には完成していた。

結果枝長の違いによる胚のうの発育を第66図に示した。胞原細胞はいずれの区も開花4週間前の5月2日にはみられなかったが、開花3週間前にはすでに認められ、開花2週間前には胚のう母細胞がみられた。35cm区では1/3以上の胚珠で



第64図 ‘富有’胚のう母細胞の減数分裂過程

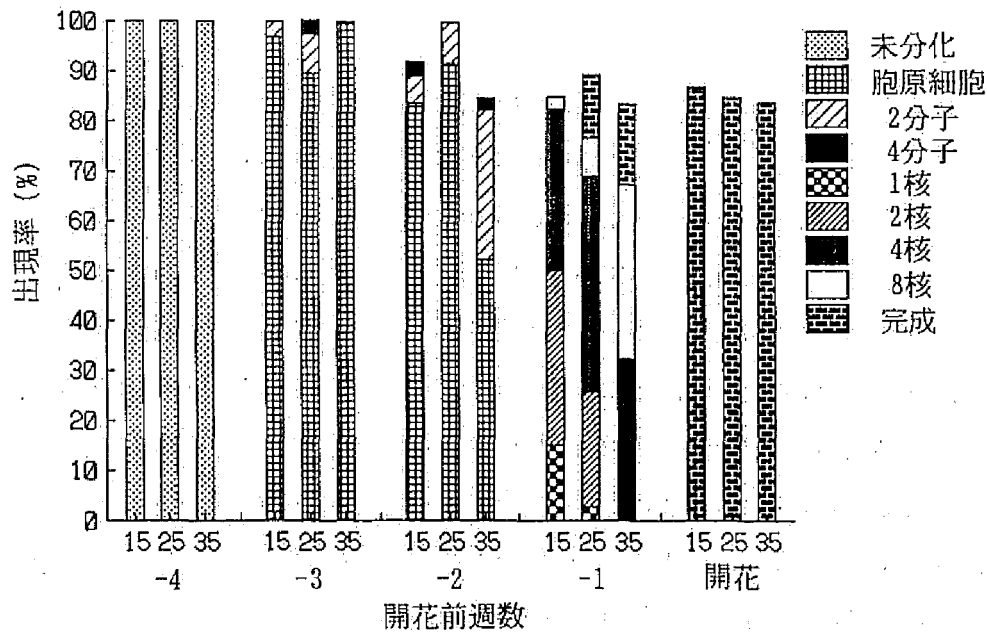
A ; 胚のう母細胞、B ; 成熟第一分裂、C ; 2分子、D ; 4分子



第65図 ‘富有’ 胚のうの發育過程

A ; 1核、B ; 2核、C ; 4核、D ; 8核、E ; 胚のう完成

開花 2週間前にすでに減数分裂が開始しており、他の区に比べ早くから減数分裂が始まった。その後、いずれの区も急速に分裂が進み、開花 1週間前までに減数分裂は終了しており、25cmや35cm区ではすでに完成した胚のうも認められた。しかし、15cm区では胚のうの発育が遅く、半数以上が 1核あるいは 2核であった。開花日の 6月 1日にはいずれの区もほとんどの胚珠で胚のうはすでに完成しており、結果枝の長さによる差異はみられなかった。また、結果枝長の違いにより種子形成にも差が認められず、正常胚のう数にも違いは認められなかった（第12表）。



第66図 結果枝長の違いによる胚のうの発育
15 ; 15cm区、25 ; 25cm区、35 ; 35cm区
出現率が100%に満たないものでは、その差が
胚のう異常の出現率を示す。

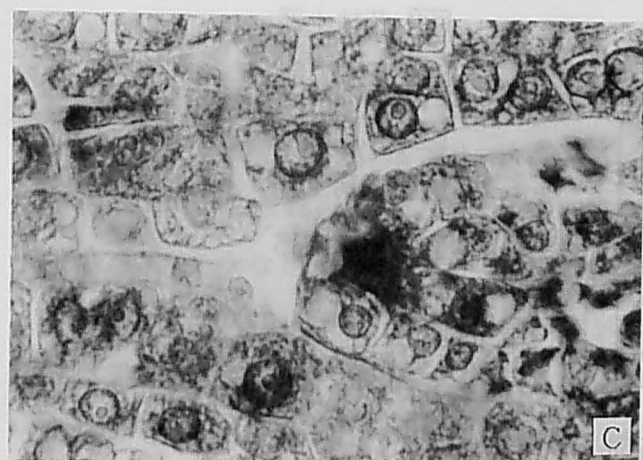
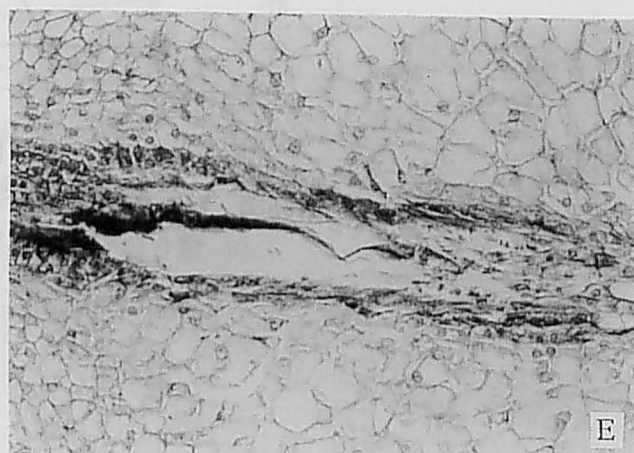
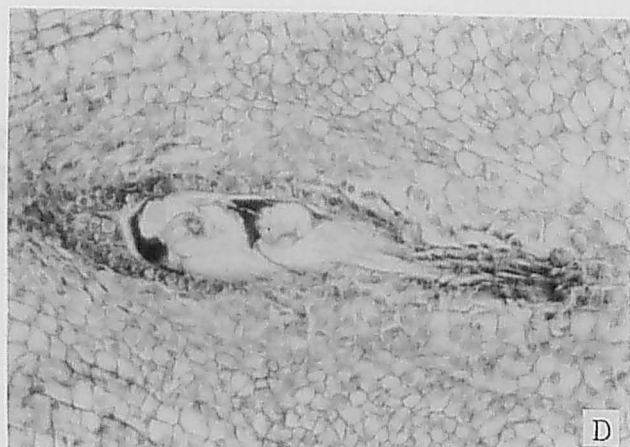
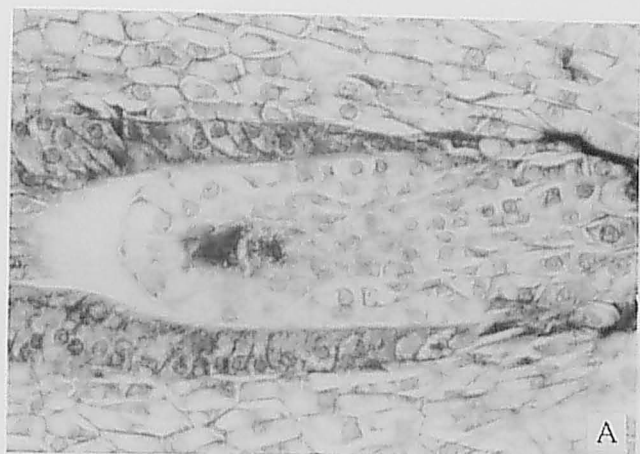
第12表 異なる結果枝長における胚のう異常や種子形成

		15cm区	25cm区	35cm区
開花期	正常胚のう数 (個) ²	7.0	6.8	6.8
	胚のう異常率 (%)	12.5	14.8	15.7
	減数分裂異常	3.1	3.6	6.3
	核分裂異常	1.6	7.4	3.1
	胚のう退化	7.8	3.8	6.3
収穫期	種子数 (個) ²	5.6	5.4	5.6

² 5%水準で有意差なし。

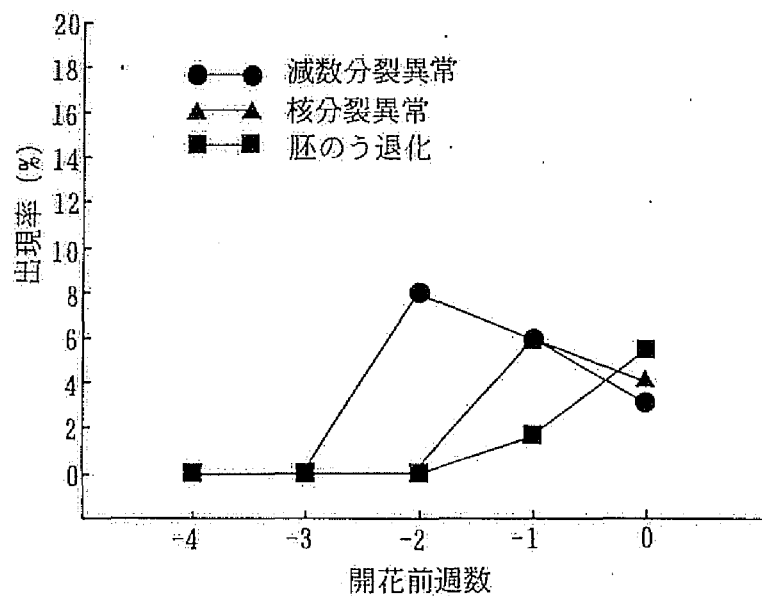
胚のうの発育過程を観察するなかでいくつかの胚のう異常が認められ、これらを第67図に示した。すなわち、大胞子の異常と思われる胚のうのないもの、複数の胚のうがあるものや核分裂が異常で多核や少核のもの、助細胞はみられるが卵核や極核は痕跡程度しか認められず、胚のうが退化し始めているようなものなどであった。そこで、このような胚のう異常をそれぞれ減数分裂異常、多胚のう、核分裂異常および胚のう退化とした。多胚のうの出現は極めて少なく、2個の大胞子が胚のうを形成したと推定されたので減数分裂異常の中に含めた。各時期におけるそれぞれの胚のう異常の出現率をみると、減数分裂異常は開花 2週間前から認められ、核分裂異常や胚のう退化は開花 1週間前から認められた(第68図)。

‘富有’における‘禅寺丸’花粉の伸長を第69図に示した。花粉管は受粉後 6時間で花柱基部まで到達したが、受粉24時間後でも珠孔部には到達しなかった。受粉48時間後には珠孔部に到達した花粉管が観察されたが、その花粉管数は極めて少なかった。花粉管の伸長活性が低下するためか、48時間以後に観察された花粉管数は24時間後に比べて少なくなった。受粉果実における受精胚のうの出現率の経時的变化を第70図に示した。受粉 1日後では受精は認められなかったが、3日後ではほぼ 80%の胚のうで受精していた。また、正常胚のうに対する受精率は85～90%を示した。

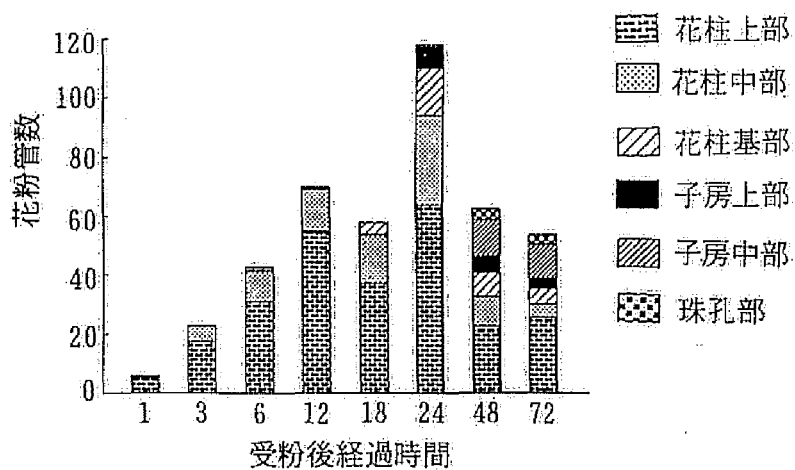


第67図 ‘富有’の胚のう異常

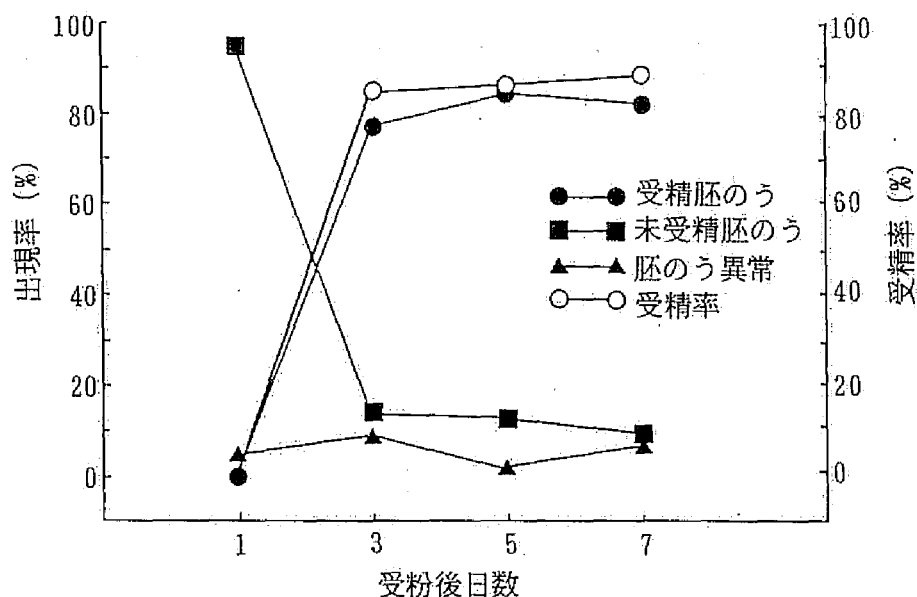
A ; 減数分裂異常（開花期）、B ; 減数分裂異常（開花 1 週間前）、
C ; 減数分裂異常（開花 2 週間前）、D ; 多胚のう（開花期）、
E ; 胚のう退化（開花期）



第68図 胚のう異常のタイプ別出現率の推移



第69図 ‘富有’花蕾における‘禅寺丸’花粉管伸長の経時的変化

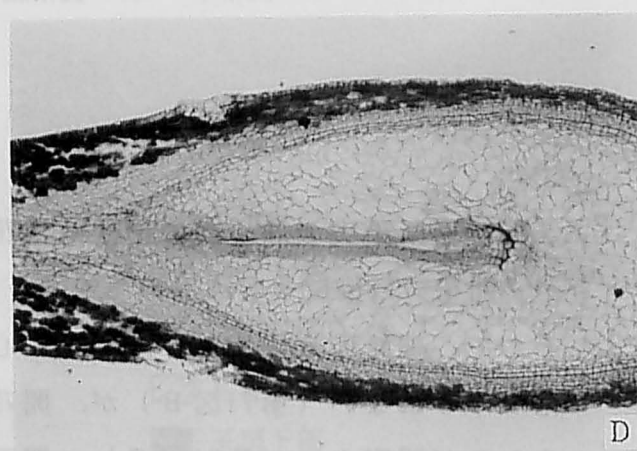
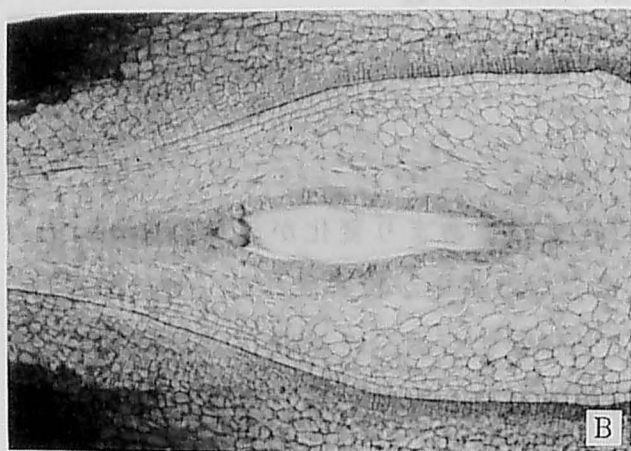
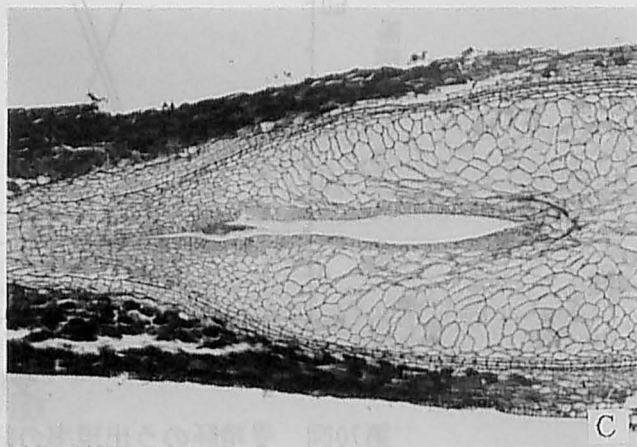
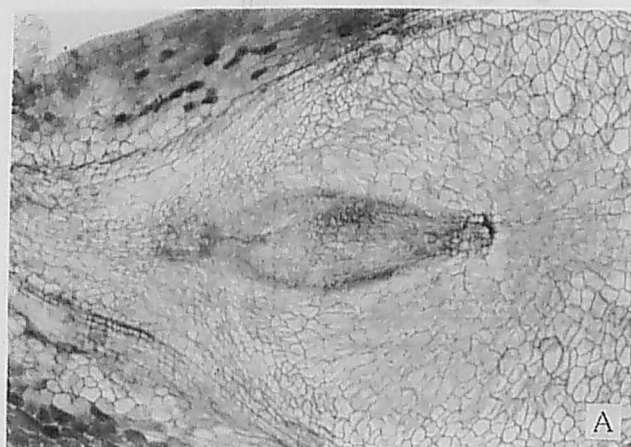


第70図 受精胚のう出現率の経時的変化

受精率 = $100 \times \text{受精胚のう数} / \text{正常胚のう数}$

花粉遮断果実の珠心内の形態は開花 5日後まではあまり変化がみられなかったが、開花 7日後ごろから胚のうを覆うような異なる組織が観察された（第71図 A）。そこで、縦断面の切片を作成して珠心内の形態変化を調べた。開花 5日後では変化がみられない（第71図 B）が、開花 7日後では珠心組織の膨らみが減少し始めるものが観察され（第71図 C）、開花 14日後では多くの胚珠で珠心組織の内壁が接合するような形態となり、珠心組織内の空隙はほとんど消失した（第71図 D）。

樹体の違いにより種子形成には差が認められ、36年生樹では受粉35日後の種子数は他の樹体に比べ多かった（第13表）。種子形成の優れた36年生樹では胚のう異常の割合は低く、18年生樹および9年生樹では減数分裂異常や胚のう退化の割合が比較的多かった。また、受粉 5日後の受精胚のう数は36年生樹で多く、9年生樹では少なかったが、正常胚のうに対する受精率は両樹ともほぼ同様であった。これらのことから、カキ‘富有’では受粉から受精まで2~3日必要で、胚のう異常が種子形成の変動に関与していることが認められた。



第71図 花粉遮断果実における開花後の胚珠の形態変化

A ; 開花14日後（横断面）、B ; 開花 5日後（縦断面）、
C ; 開花 7日後（縦断面）、D ; 開花14日後（縦断面）

第13表 樹体の違いが胚のう異常や種子形成に及ぼす影響

		36年生樹	18年生樹	9年生樹
開花期	正常胚のう数 (個)	7.2a ²	5.8b	5.5b
	胚のう異常率 (%)	10.2	27.5	31.4
	減数分裂異常	2.5	10.0	11.3
	核分裂異常	1.4	2.5	1.3
	胚のう退化	6.3	15.0	18.8
受粉 5日後	正常胚のう数 (個)	7.4a	—	5.0b
	受精胚のう数	5.9a	—	3.8b
	未受精胚のう数	1.5a	—	1.2a
	受精率 (%) ¹	79.7	—	76.0
	胚のう異常率 (%)	7.5	—	37.5
受粉 35日後	種子数 (個)	6.1a	4.9b	4.3b

² 異なる文字は5%水準で有意差のあることを示す。

¹ 正常胚のうに対する受精胚のうの割合。

第2節 ジベレリンおよびストレプトマイシン処理が種子形成に及ぼす影響

ジベレリンやストレプトマイシンはブドウの無核栽培ですでに実用化されており、開花前の処理により高い無核果率が得られている。そこで本節では、カキ‘富有’におけるジベレリンおよびストレプトマイシンの開花前処理が胚のうの発育や種子形成に及ぼす影響を調査した。

材料および方法

1989年京都府立大学附属農場植栽の20年生‘富有’3樹を用いて実験を行った。5月3、8、13、18、24日に、それぞれジベレリン (GA₃) 50、100 および 500ppm

の 50%エタノール溶液を 100花蕾ずつ筆で塗布した。また、5月 8および13日には硫酸ストレプトマイシン (SM) 500ppm の 50%エタノール溶液を 100花蕾ずつ筆で塗布した区も設けた。処理を行わなかった花蕾は無処理区とした。これらの区は種子形成が樹体の違いにより影響を受けないよう、4樹にほぼ均等に配置した。5月 3、8、13、18、24日および開花日の 6月 3日に対照区、GA₃ 500ppm および SM 500ppm区 から花蕾を採取し、パラフィン切片を作成して胚のうの発育を観察した。開花日にはすべての花に‘禅寺丸’花粉を人工受粉し、開花 5週間後に種子数を調査した。

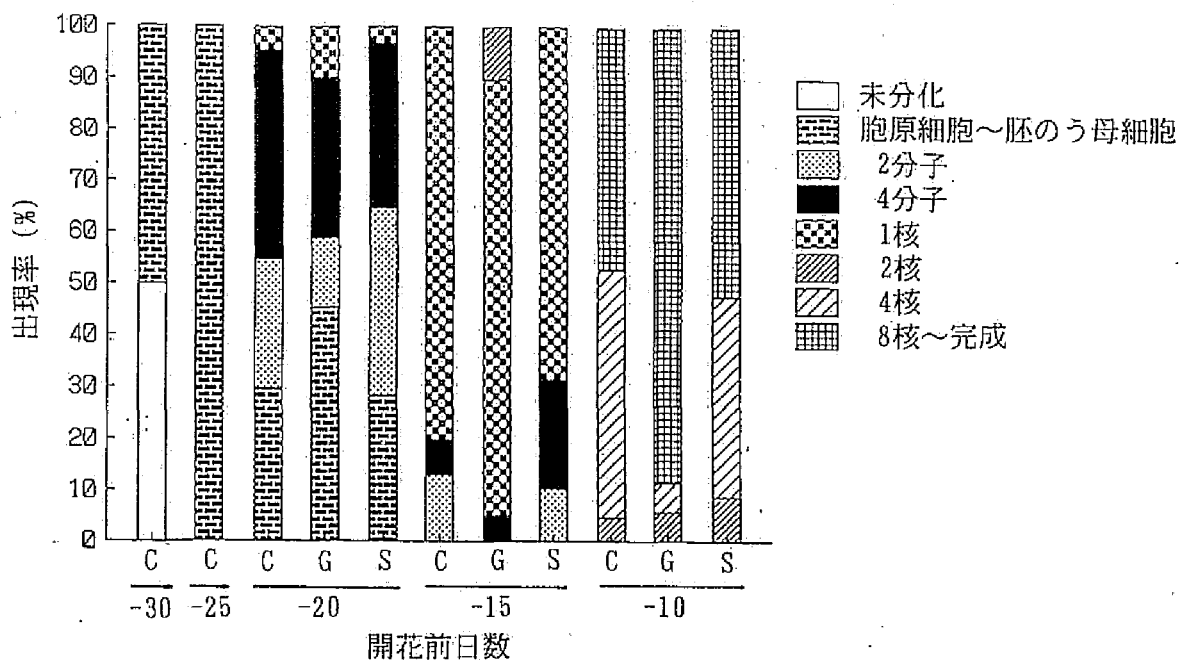
結果

無処理区および開花25日前 (5月 8日) GA₃ 500ppm と SM 500ppm処理区における胚のうの発育を第72図に示した。胚のうの発育段階は正常胚のうに対する出現率で示した。開花30日目の5月3日にはすでにほぼ半数の胚珠で胞原細胞が形成されており、開花20日前にはほぼ 2/3の胚珠で減数分裂が行われていた。開花15日前ではほとんどの胚珠が胚のう細胞1核期で、このころから GA₃ 500ppm 処理の胚珠で胚のうの発育が速く進行する傾向がみられた。開花10日前は無処理および SM 500ppm処理でほぼ半数の胚のうが完成していたのに対し、GA₃ 500ppm処理では約90%の胚のうが完成しており、ジベレリン処理により胚のうの発育は早まることが認められた。

GA₃ 500ppmおよび SM 500ppmの処理時期の違いが開花期の胚のう異常の出現率に及ぼす影響を第73図に示した。無処理花蕾の胚のう異常の出現は約20%認められ、第1節の結果に比べてやや多かった。GA₃ 500ppmでは開花25および20日目の処理で胚のう異常が40%以上みられた。とくに、開花20日前処理では減数分裂異常が多かった。SM 500ppm では開花25日前処理で胚のう異常の出現率が50%以上と多く、とくに核分裂異常が多かった。このことから、ジベレリンとストレプトマイシンでは無核化の作用機作が異なるのかもしれない。

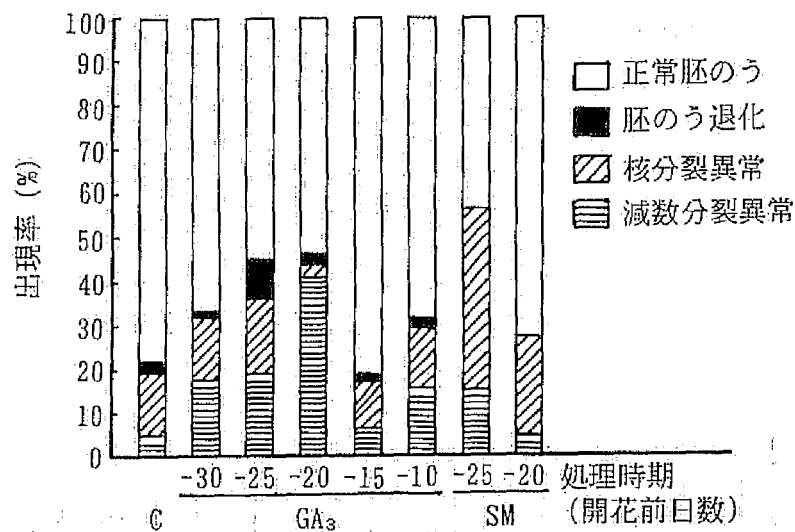
各処理区の種子形成を第74図に示した。無処理区の種子数は 3.4個であった。GA₃ 500ppmの開花20日前処理では種子数は 1.5個と少なく、SM 500ppmでは開花25日および20日前とも種子数は 1.2個と少なかった。これらの種子数は無処理区との間に有意な差が認められたが、他の処理区では有意差は認められなかった。

種子形成を阻害する効果はストレプトマイシン500ppm処理で比較的安定していたものの、有核果実が混在していた。

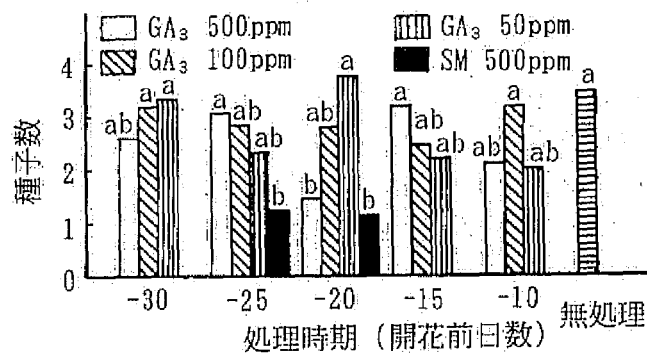


第72図 開花25日前（5月8日）のジベレリンおよびストレプトマイシン処理が胚のうの発育に及ぼす影響

C；対照区、G；開花25日前 GA₃ 500ppm処理区、
S；開花25日前ストレプトマイシン 500ppm処理区



第73図 ジベレリンおよびストレプトマイシン処理時期の違いが開花期の胚のう異常に及ぼす影響
 C; 対照、GA₃; GA₃ 500ppm処理、
 SM; ストレプトマイシン 500ppm処理



第74図 ジベレリンおよびストレプトマイシン
 処理が種子形成に及ぼす影響
 GA₃; ジベレリン酸
 SM; ストレプトマイシン

第3節 ハウス栽培による無核化

最近、カキの早期出荷や高品質果実生産を目的としたハウス栽培が注目されており、‘刀根早生’や‘西村早生’などで盛んに行われるようになった。しかし、‘刀根早生’では脱渋が必要であり、‘西村早生’では種子形成が不安定なことから半渋果の混入が問題となっている。完全甘ガキの‘富有’ではこれらの問題はなく、ハウス栽培により高品質な無核果実の生産が可能であれば経済性は高いと思われる。そこで本節では、ビニールハウス内の夜間加温条件下におけるカキ‘富有’花柱内の花粉管の伸長と種子形成について調査した。

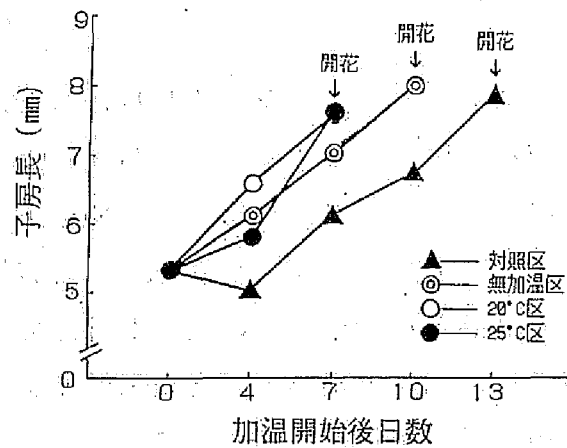
材料および方法

1989年、京都府立大学附属農場植栽の20年生‘富有’を用いて実験を行った。1棟に3樹が入るような高さ5mのビニールハウスを3棟設け、それぞれ夜間温度を25℃と20℃に加温した区および無加温とした区を設け、25℃区、20℃区および無加温区とした。また、ハウス外の3樹を対照区とした。加温は開花約2週間前の5月18日から開始し6月7日まで行った。加温開始後、各区から経時的に花蕾を採取し、子房の大きさを測定するとともに胚珠をパラフィン包埋して胚のうの発育を観察した。各樹体とも無摘蕾とし、人工受粉と放任受粉を行った。人工受粉は開花期に‘禅寺丸’花粉を用いて行い、受粉1および3日後に果実を採取し、花柱を切除して4N NaOHで解離後、押しつぶし法により花粉管の伸長を調査した。いずれの果実も開花6週間後に採取して種子数を調査した。

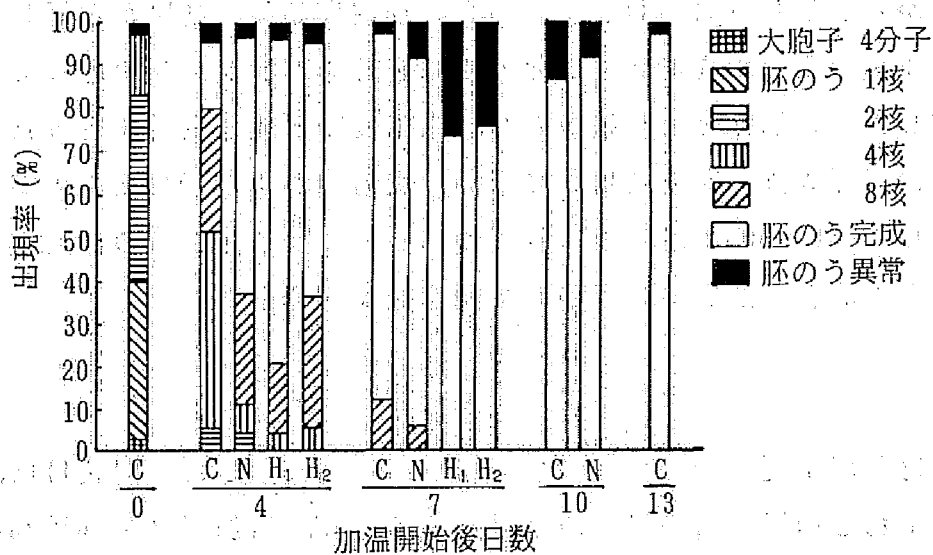
結果

夜間加温処理が子房の発育に及ぼす影響を第75図に示した。開花日は、25℃と20℃区がいずれも加温開始7日後の5月25日であり、無加温区が5月28日、対照区が6月1日で、夜間加温処理による開花促進効果がみられた。子房の発育も夜間加温やハウス無加温処理により促進された。

夜間加温処理が胚のうの発育に及ぼす影響を第76図に示した。加温開始日の開花13日前の胚珠はすでに減数分裂を終了しており、胚のう細胞4核期のものもみられた。加温開始4日後では、対照区の胚珠はほとんどが4～8核期のものでは



第75図 夜間加温処理が子房の發育と開花に及ぼす影響



第76図 夜間加温処理が胚のうの發育と胚のう異常に及ぼす影響

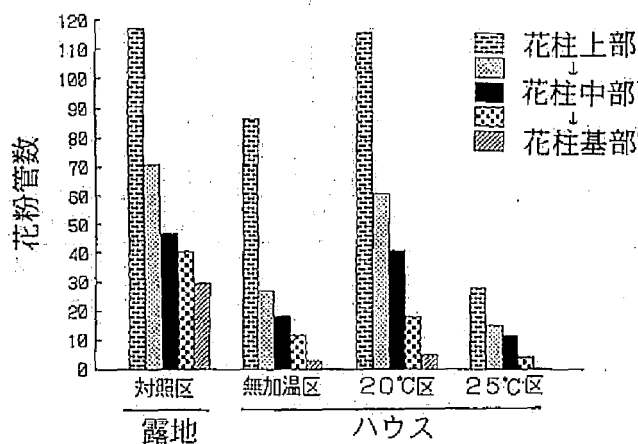
露地 C; 対照区

ハウス N; 無加温区、H₁; 20°C区、H₂; 25°C区

加温開始 7日後に20°C区と25°C区が、10日後に無加温区が、13日後に対照区がそれぞれ開花した。

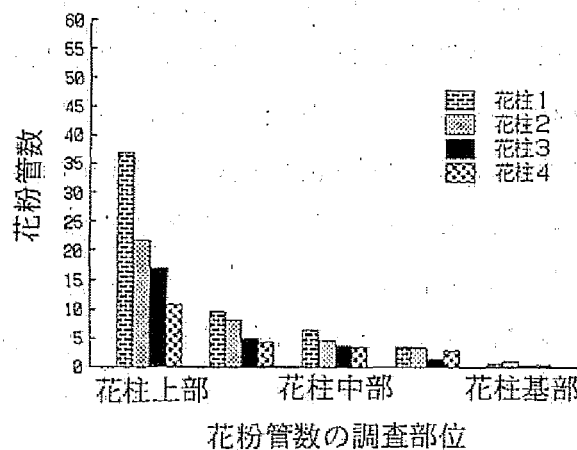
ったが、無加温および加温区では胚珠の半数以上がすでに完成しており、胚のうの発育促進がみられた。加温開始 7 日後に加温区は開花し、胚のう異常が 20% 以上みられた。しかし、対照区の胚のう異常も開花期において 15% 程度みられた。

受粉 3 日後における花柱内の花粉管の伸長を第 77 図に示した。花柱上部の花粉管数を対照区と比べると、20℃ 区では同様に多く、無加温区ではやや劣る程度であったが、25℃ 区では極めて少なかった。花粉管数はいずれの区も花柱基部に近づくにつれ減少したが、花柱基部では対照区に比べていずれの区も劣った。カキの子房は 4 心皮からなっており、花柱は 4 本に分かれている。花柱上部では 4 本の花柱間で花粉管数に差異がみられたので、無加温区における受粉 3 日後の花の 4 花柱について花粉管の伸長を調べた。花柱上部で花粉管数の最も多いものを花柱 1 とし、最も少ないものを花柱 4 とし、それぞれの花柱の上部、中部および基部の花粉管数を第 78 図に示した。その結果、4 本の花柱間では花柱上部付近で花粉管数に違いがみられたものの、花柱基部に近づくにつれその差異は小さくなり、花柱基部ではどの花柱でもほぼ同様の花粉管数であった。

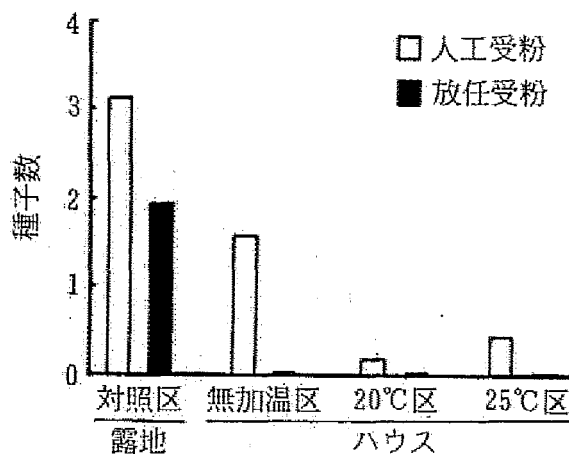


第 77 図 夜間加温処理が花粉管の伸長に及ぼす影響 (受粉 3 日後)

夜間加温処理が種子形成に及ぼす影響を第79図に示した。人工受粉果実の種子数は対照区で3.2個みられたが、無加温区では1.6個と少なかった。さらに、夜間加温区ではいずれも種子数は0.5個以下であり、種子はほとんど形成されなかった。放任受粉果実では、露地にある対照区の種子数は約2個であったが、ハウス内においてはいずれの区でも種子はまったく形成されなかった。これらのことから、ハウス栽培では花粉管の伸長は抑制される傾向がみられ、人工受粉によっても果実の種子数は少なく、とくに夜間加温処理で顕著なことが認められた。また、ハウス栽培では放任受粉により種子形成はまったくみられず、訪花昆虫を遮断することにより高い無核果率が得られるものと考えられた。



第78図 花柱の違う花粉管の伸長に及ぼす影響
花柱上部の花粉管数が最も多いものを花柱1、最も少ないものを花柱4とした。



第79図 夜間加温処理が種子形成に及ぼす影響

第4節 開花期の訪花昆虫防除処理が無核化に及ぼす影響

前節において、ハウス栽培における放任受粉果実がまったく種子を形成しないのは訪花昆虫が遮断されたためと考えられた。一方、最近カキに被害を及ぼす新種のスリップスが発見され、カキクダアザミウマと命名された。本種はカキの花

蕾や幼果に被害を及ぼし果実の商品性を著しく低下させるので、カキの重点防除害虫とされており、現在、開花期における本種の防除の重要性が示されている。そこで本節では、カキクダアザミウマに防除効果が認められ、毒性が低く、カキの花粉ベクターである訪花昆虫に対しても忌避効果があると思われる農薬アセフエート剤を用い、カキの無核化に及ぼす効果を調べた。また、雄花着生品種からの距離がアセフエート剤の無核化に及ぼす影響も調べた。

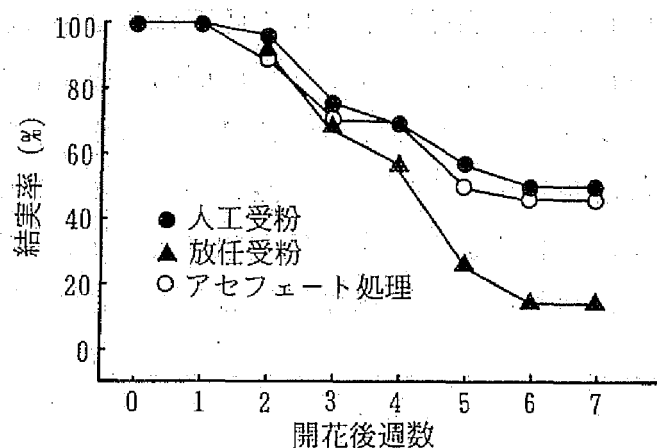
材料および方法

1991年、京都府立大学附属農場植栽の21年生‘富有’を用いて実験を行った。開花前に3樹を選び、それぞれ人工受粉樹、放任受粉樹およびアセフエート処理樹とし、1結果枝に1蕾残すよう摘蕾した。アセフエート処理樹は開花開始期に、アセフエート50%水和剤1000倍液を樹体全体に散布した。人工受粉樹は満開期に‘禅寺丸’花粉で人工受粉をした。開花後、1週間ごとに落果調査を行った。11月15日に果実を採取して果実重、果実縦径および果実横径（長径、短径）を測定した後、カラーチャートで着色度を、糖度計で糖度（Brix %）を、硬度計で果肉硬度を測定するとともに種子数を調査した。

また、雄花着生品種からの距離の違いがアセフエート剤の無核化に及ぼす影響を調べるため、雄花蕾の着生が良好な鉢植えの‘禅寺丸’を開花前に圃場へ搬入し受粉樹とした。受粉樹から1m、7mおよび14mの距離にある‘富有’成木をそれぞれ2樹ずつ選び、1樹は開花開始期にアセフエート50%水和剤1000倍液を樹体全体に散布してアセフエート区とし、他の1樹は対照区とした。両区とも開花期に20花を選び、‘禅寺丸’花粉で人工受粉をした。開花6週間後に果実を採取して種子数を調査した。

結果

人工受粉樹、放任受粉樹およびアセフエート処理樹の結実率の推移を第80図に示した。本年は樹高を切下げるため冬期に強剪定を行ったが、生育期の新梢生長は旺盛となり、そのためいずれも結実率は低かった。とくに、放任受粉樹では20%以下の結実率しか得られなかった。人工受粉樹でもほぼ半数は落果しており、アセフエート処理樹もほぼ同様であった。



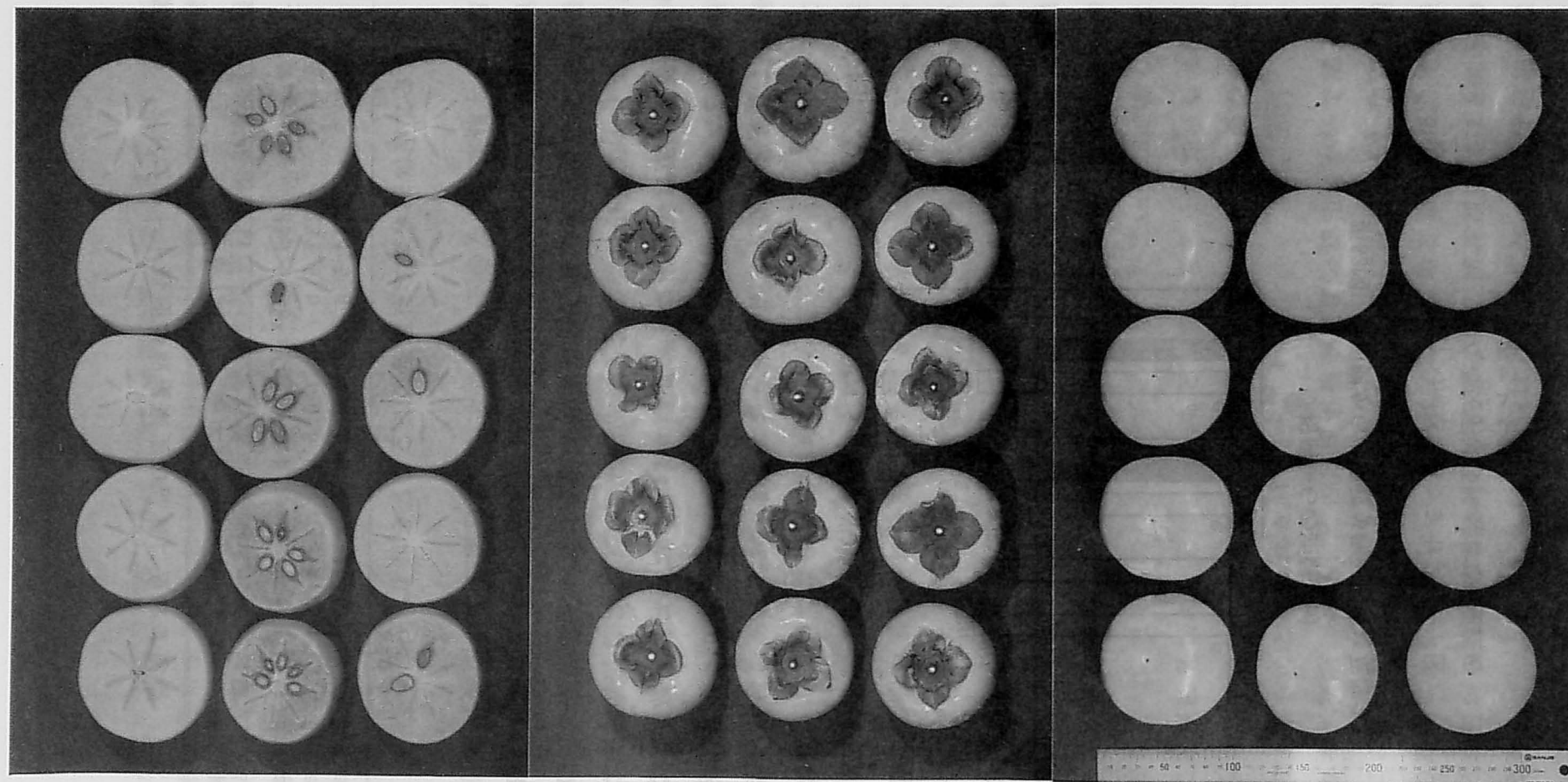
第80図 人工受粉樹、放任受粉樹およびアセフェート処理樹の結実率の推移

人工受粉樹、放任受粉樹およびアセフェート処理樹の収穫時期における果実品質や果形の違いを第14、15表および第81図に示した。アセフェート処理により種子形成はまったく認められなかったが、放任受粉果実も種子数は少なく、両者には有意差が認められなかった。アセフェート処理による無核果実は人工受粉果実と同様の果実重であり、糖度、硬度およびカラーチャートによる果色はいずれも差が認められなかった。アセフェート処理による無核果実の果形指数は、第3章の花粉遮断による無核果実の結果と同様に受粉果実に比べ有意に大きかった。

第14表 アセフェート処理が収穫果実の果形に及ぼす影響

処理	横長径 (mm)	横短径 (mm)	長径/短径	縦径 (mm)	果径指数
アセフェート	93.0 a ²	88.3 a	1.05 a	57.5 b	158 a
放任受粉	87.1 b	83.3 b	1.05 a	56.4 b	151 b
人工受粉	90.6 a	87.1 ab	1.04 a	61.9 a	144 c

² 異なる文字は5%水準で有意差のあることを示す。



アセフェート 人工受粉 放任受粉

アセフェート 人工受粉 放任受粉

アセフェート 人工受粉 放任受粉

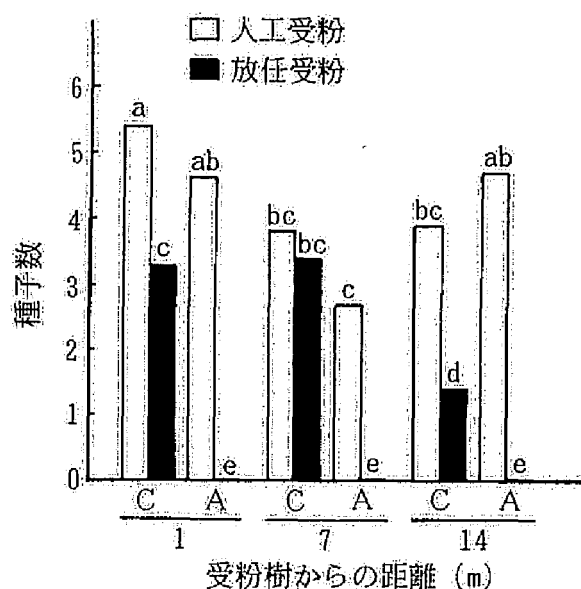
第81図 アセフェート処理樹、放任受粉樹および人工受粉樹の収穫果実

第15表 アセフェート処理が収穫果実の品質に及ぼす影響

処理	果実重 (g)	種子数	糖度 (Brix %)	硬度 (Kg)	果色
アセフェート	280.6 ab ²	0.6 b	15.5 a	3.1 a	5.3 a
放任受粉	237.5 b	0.6 b	15.0 a	3.1 a	4.6 a
人工受粉	284.5 a	3.1 a	15.4 a	3.1 a	4.5 a

² 異なる文字は5%水準で有意差のあることを示す。

受粉樹からの距離の違いがアセフェート剤の無核化に及ぼす影響を第82図に示した。人工受粉果実の種子数は樹体の違いにより異なったが、アセフェート剤の処理により人工受粉果実の種子形成が低下することは認められなかった。対照区の放任受粉果実は受粉樹からの距離が14m となると種子数が少なくなった。しかし、アセフェート処理区の放任受粉果実は、受粉樹からの距離の違いに関わらず、いずれも種子形成がみられなかった。



第82図 受粉樹からの距離が種子形成に及ぼす影響

C ; 対照区、A ; アセフェート区
異なる文字は 5%水準で有意差のあることを示す。

これらのことから、カキ‘富有’では開花開始期にアセフェート50%水和剤100倍液を樹体全体に散布することにより、果実は安定して無核になることが明らかとなった。また、アセフェート剤による無核果実の果形は受粉果実に比べ偏平となるものの、果実品質は人工受粉果実とほぼ同様に優れることが認められた。

第5節 考察

一般に種無し果実は食べやすく消費者に好まれる。そのため、無核品種の育成や有核品種の安定した無核化技術の開発が行われている。とくにジベレリン処理によるブドウの無核化技術はわが国で開発されたものであり、現在も有核品種を安定して無核にする技術の研究が行われている。

カキは4心皮8子室を有するため(64)8個の種子を形成するはずであるが、栽培品種では、実際にすべての子室に種子が形成されるのは稀である。‘富有’は種子形成力の強い品種である(28, 80)が、人工受粉を行っても平均5~6個の種子しか形成されず、第2章では樹体の違いにより種子形成は大きく異なることが認められた。種子形成を低下させる要因として、胚のうの不完全、花粉稔性の不良、花粉管の伸長抑制および受精後の種子の発育不全などが考えられる。一方、‘平核無’は無核品種とされている(28)が、受粉により受精は行われており胚の形成もみられる。しかし、胚乳核の分裂がその後停止することにより種子の発育が停止するため、完全な種子には至らない。このように、‘平核無’では偽単為結果性を示すことが認められている(62)。さらに、‘富有’などの多くのカキ品種の染色体数は $2n=90$ であるのに対し、‘平核無’では $2n=135$ であることが認められ、このことが胚乳核の分裂停止を引き起こすと考えられている(82)。このようなことから、‘富有’の種子形成の低下は‘平核無’種子の発育不全とは異なった原因によるものと思われた。

本章ではまずカキ‘富有’の胚のうの形成過程や受精の様相について調査した。胞原細胞は年次によりやや異なるが、開花前4週間前後にみられた。胞原細胞から胚のう母細胞の期間は比較的長く、2週間程度あるものと思われた。その後減数分裂が開始し、10日から2週間で胚のうが完成した。開花期にはほとんどの胚のうがすでに完成しており、このとき反足細胞はみられなかった。反足細胞は、

胚のう細胞 8核期から胚のうが完成する過程において退化消失することが観察された。これまでのカキの開花期における胚のう形成に関する報告(48, 62)で、反足細胞がみられなかったのは、すでに反足細胞が退化、消失していたためであると思われた。

‘富有’の開花期の胚珠には胚のうの形成がみられないものが観察された。カキ‘西村早生’でも同様な異常が観察されており、減数分裂終了後の過程に起因するとされ(9)、退化胚のうとして区別されている(10)。この発生過程は不明ではあるが、本実験ではこの異常が減数分裂が始まる頃から胚のう細胞 1核期までの時期にすでに観察されたので、大孢子 4分子が形成されなかったか、形成されたとしてもすべて退化したものと思われた。いずれにせよ、この異常は必ずしも胚のう形成後に胚のうが退化したものではなく、減数分裂の過程でなんらかの異常が生じたものと推察されたので、この異常を減数分裂異常として区別した。カキ‘禪寺丸’の花粉形成では、花粉母細胞から 4分子が形成される減数分裂の過程で、非還元分裂や成熟第 2分裂の異常による花粉 2分子や 3分子の形成が認められており(82)、胚のう形成過程でも成熟第 1分裂や第 2分裂が異常となり大孢子 4分子が形成されないような減数分裂の異常が生じているかもしれない。また、出現率は極めて低いが、複数の胚のうを持つ胚珠が観察された。この発生過程も不明であるが、成熟第 1分裂が非還元となり大孢子 2分子がそのまま胚のう細胞になったか、大孢子 4分子のうち複数胚のう細胞となったことも考えられる。そこで、この異常も減数分裂異常とした。

胚のう形成後、胚のう内の核数が多いものや少ないものがみられ、これらを核分裂異常とした。また、胚のう内に助細胞や極核の存在は認められるが、正常な形態を示していないものがみられた。このような胚のうでは極核などが痕跡程度しか認められず、退化したような形態を示しているので、これらの胚のう異常を胚のう退化とした。

ブドウではジベレリンによるデラウエアの無核化技術はほぼ完成されており、無核化の機構に関する研究は多いが、十分に解明されてはいない。最近、ストレプトマイシンはブドウの無核化に有効なことが認められ(55, 56)、すでに実用に移されている。ストレプトマイシンの処理適期範囲はジベレリンに比べ広く、胚珠の発育を阻害するため無核になるといわれているが、詳細な無核化の機構に

については不明である。4倍体ブドウでは、新梢生長が旺盛な樹体やジベレリン処理により胚のうの發育が促進されること(36)、胚のう異常の割合も多くなること(57)および花粉管の伸長が阻害されること(57)などが観察され、種子形成阻害に関与していると考えられている。

カキでは、生長が旺盛な結果枝や、ジベレリン処理やハウス栽培を行うとブドウと同様に胚のうの發育は促進された。しかし、ストレプトマイシン処理では胚のうの發育は促進されなかった。一方、胚のう異常は開花25および20日前のジベレリン処理やストレプトマイシン処理およびハウス栽培でやや多くなった。しかし、生長が旺盛な結果枝では胚のう異常の増加はみられず、ブドウとはやや異なっていた。また、36年生樹に比べ9年生や18年生樹では胚のう異常が多くみられ、36年生樹の樹体の生育は良好であり、18年生樹ではやや劣り、9年生樹では生育不良であった。このように、樹体や温度条件およびジベレリンやストレプトマイシンの処理により胚のう異常に違いがみられ、胚のう異常の発生には多くの要因が関与しているように思われた。

36年生樹と9年生樹についてみると、胚のう異常が多かった樹体では種子形成は劣った。また、正常胚のうに対する受精率は75~80%といずれもほぼ同様であった。このように、受精率がほぼ同様な条件下では、胚のう異常の多少が種子形成に大きく関与すると考えられた。しかし、ストレプトマイシン処理では開花25日前処理で胚のう異常が多く、開花20日前では胚のう異常は対照区よりやや多い程度であったが、いずれの処理も種子形成は抑制された。また、ジベレリン処理では開花25および20日前処理で胚のう異常が多かったが、種子形成が少なかったのは開花20日前処理のみであった。このように、胚のう異常と種子形成とは必ずしも一致しないことも多かったので、種子形成には胚のう異常以外の要因も関与していると思われた。

ブドウの無核化において、ジベレリンの処理適期はストレプトマイシンより比較的狭い範囲である。カキにおけるジベレリンの種子形成抑制効果は、ブドウと同様に処理適期が狭い範囲なのか、ブドウにおけるほど顕著でないのかは明らかではなかった。また、ストレプトマイシンの種子形成抑制効果がどのようにして発現したのかは不明である。いずれにせよ、ジベレリンやストレプトマイシン処理では種子形成を抑制する効果はあるが、無核果実を安定的には得られなかった。

花粉管は受粉 2 日後には珠孔部に達したが到達花粉管数は極めて少なかった。花柱においても、基部になるにしたがって到達花粉管数は著しく減少した。カキは 4 心皮で 4 本の花粉誘導組織を持つが、花柱上部における花粉管数の多少と関係なく花柱基部における花粉管数は一様に少ないことが認められた。福井ら (7) はカキ '西村早生' において、量的に十分な花粉を受粉すれば花粉管の伸長不良に基づく種子形成の低下は回避されると推定している。しかし、本実験では '富有' 柱頭における花粉量が多くても、必ずしも受精率が高まるとは思われなかった。ハウス栽培では花粉管の伸長抑制が顕著であった。カキの花粉の発芽や花粉管の伸長は 20 および 25℃ の恒温条件では優れる (75) が、ブドウでは 30℃ で花粉管の伸長が 25℃ に比べ劣ることが認められており、カキのハウス内での開花後の最高温度が 35℃ を記録していることから、実際のハウス栽培では花粉管の伸長抑制がみられたのは、日中の高温による影響も考えられた。

ハウス栽培では夜間加温区の人工受粉果実の種子数は 1 個以下であった。夜間加温区の胚のう異常はやや増加したもののいずれも 30% 以下であったため、種子の形成が低下したのは、おもに花粉管の伸長が抑制されたためと推察された。さらに、ハウス栽培において、放任受粉果実ではいずれも種子形成が認められず、これは訪花昆虫のハウス内への飛来数が極めて少なかったためと考えられた。カキは虫媒花であり、媒介昆虫としてはミツバチ、クロマルハナバチ、ヒメハナバチなどが知られている (50)。これまで、'富有' の落果防止対策として、種子形成を促進するためにミツバチが導入されているが、低温や降雨および開花期の殺虫剤の散布によりミツバチの受粉効果は上がらないとされている (45)。

そこで、訪花昆虫の飛来を忌避することにより、無核化を高めることが可能と考えられ、開花開始期に殺虫剤であるアセフェート剤を散布した。その結果、受粉樹からの距離や樹体の種子形成力の違いにかかわらず、アセフェート剤処理により種子形成はまったくみられず、高い無核化効果が得られた。アセフェート剤は有機リン殺虫剤で主成分の化学名は O,S-ジメチル-N-アセチルホスホロアミドチオエートである。本剤は食毒、接触毒の両作用があり吸汁性、食害性の害虫に卓効を示し、植物体内への浸透移行性があり、効果の持続期間が比較的長く、毒性は普通物、A 類で、農薬の中では比較的安全で魚介類に対する影響も少ないとされている (35)。また、カキではカキクダアザミウマの防除剤としてアセフェ

ート剤の使用が認められている。カキクダアザミウマは昭和50年に岡山県で発見された新種のスリップスで、カキの花蕾や幼果に被害を及ぼし果実の商品性を著しく低下させる。その被害は年々各県へ広がっており、カキの重点防除害虫とされ、開花期前後の定期防除が必要とされている(74)。そこで、カキ‘富有’の無核化は、開花開始期にカキクダアザミウマの防除としてアセフェート剤を散布することにより、極めて簡便に行うことができると考えられた。

本年はいずれも結実率が低かった。これは樹高切下げのための冬期の強剪定の影響によるものと考えられた。開花後も多くの結果枝で新梢生長が停止せず、第1章で示したように果実と新梢間の同化産物の競合により多くの落果がみられたと考えられた。安定した結実を維持していくためには、多くの結果枝が開花後も伸長を続けるような強剪定は控えたほうがよいようである。

アセフェート剤によるカキ‘富有’の無核果実の品質は人工受粉果実と同様に優れた。ただ、果径指数が大きくなり、人工受粉果実に比べやや偏平となったが種無しの特徴により商品性は極めて高いと思われる。

これらのことから、アセフェート剤の開花開始期における散布という簡便な方法によりカキ‘富有’の無核果実の生産は実用的に可能であると考えられた。

第6節 摘要

カキ‘富有’の胚のう形成や受精の様相を調査し、種子形成に關与する要因を明らかにするとともに、ジベレリン処理、ストレプトマイシン処理、ハウス栽培およびアセフェート剤処理が種子形成に及ぼす影響を明らかにし、無核果実生産のための簡便な無核化技術を検討した。

1. 胚のう形成において、胞原細胞は開花4週間前にみられ、その後胚のう母細胞となり、開花約2週間前に減数分裂を行い胚のう細胞が形成された。胚のう内の核は分裂して8核となり、反足細胞が退化消失して開花前に胚のうは完成した。胚のうのなかには異常なものが観察された。すなわち、減数分裂の異常によると思われる胚のうを形成していないもの、胚のう内の核分裂異常によると思われる胚のう内の核数が正常と異なるもの、胚のう内で8核形成後退化したと思われる異常な核の形態を示すものなどであった。

2. 種子形成の優れた樹体では胚のう異常は 10%程度であったが、種子形成の劣る樹体では 30%以上の胚のう異常がみられた。正常胚のうに対する受精率は両樹とも75~80% とほぼ同様であった。受粉48時間後に花粉管は珠孔部に到達したが、その花粉管数は極めて少なかった。ハウス栽培では花粉管の伸長が抑制され、種子形成は劣る傾向がみられた。これらのことから、カキ‘富有’の種子形成には花粉管の伸長と胚のう異常が強く関与していると考えられた。

3. 開花25および20日前のジベレリン500ppm処理ではいずれも 40%以上の胚のう異常がみられたが、種子数が少なくなったのは開花20日前処理のみであった。開花25日前ストレプトマイシン処理による胚のう異常は 50%以上で、20日前処理では 25%程度であったが、いずれも種子数は少なかった。しかし、ジベレリンやストレプトマイシン処理では有核果実が混在し、安定して無核果実は得られなかった。

4. ハウス栽培において放任受粉果実はすべて無核であった。カキ‘富有’の無核化においては訪花昆虫の飛来を遮断することが最も確実で簡便な方法であろうと考えられた。訪花昆虫の飛来を妨げるため開花開始期にアセフェート剤を散布すると受粉樹からの距離や樹体の種子形成力の違いにかかわらず、果実はすべて無核であった。この無核果実の果形は人工受粉果実に比べやや偏平となったが、無核果実の収穫時期における品質は人工受粉果実と同様に優れた。これらのことから、カキ‘富有’は、ハウス栽培や開花開始期の殺虫剤散布のような簡便な方法により、無核果実が容易に得られることが明らかとなり、実際栽培においても無核果実の生産が可能と考えられた。

第6章 総合考察

カキ‘富有’は、受粉樹の少ない圃場で放任受粉栽培を行うと無核果実がかなり得られ、この無核果実は有核果実に比べて必ずしも果重や品質は劣っていない。無核果実は食べやすいのが最大の利点であり、‘富有’の無核果実が安定的に生産可能であれば、‘平核無’のような脱渋は不要で、日持ちや輸送性も優れるため極めて経済性は高くなると思われる。

しかし、梶浦(28)は‘富有’の遺伝的な品種特性として単為結果力が弱く種子形成力が強いことを示しており、カキの生理落果防止に関する研究においても、‘富有’の結実安定には受粉による種子形成の重要性が認められ(49, 65, 66)、‘富有’は受粉しなければ落果するというのがカキ栽培の常識となっている。

カキの生理落果は結実と裏腹の関係にあり、生理落果の要因は結実の要因でもあると考えられる。カキの生理落果は日照不足(6, 29, 33, 70, 80)や着果過多および樹体の栄養生長が旺盛なとき(31, 34)に多く発生し、また無核果実ほど多く落果する(28)ので、同化産物の競合(30, 31, 60, 66)や内生ホルモン含量(65, 69)が落果に関与しているといわれている。

そこで、本研究ではカキ‘富有’の単為結果性について明らかにし、実用的な無核果実の生産の可能性について検討した。単為結果は何ら刺激を与えずに自然に果実が発育する自動的単為結果と植物ホルモンなどの処理による他動的単為結果に区別されるが、本研究ではおもに自動的単為結果について検討を行った。

まず、カキ‘富有’の結果枝における同化産物の蓄積量と受粉果実の落果との関係を明らかにしようとした。カキ‘富有’樹全体を50%遮光すると無遮光に比べて落果は多くなったが、結果枝の相対照度と落果発生との間には一定の関係がみられず、照度の低下が落果発生の直接的な要因ではないと考えられた。そこで、遮光により落果が多くなるのは、照度の低下により同化産物の供給量が減少し、果実間の同化産物の競合が激しくなるためと推察された。また、落果時期や遮光の有無にかかわらず、落果果実の発育は落果のほぼ1週間前から低下することが認められた。結果枝において、同化産物の蓄積量を乾物重としてとらえ、各器官の乾物増加量と受粉果実の落果との関係をみると、受粉後3週目ごろのやや早い時期に落果が生じた結果枝では、開花後も新梢伸長が続いており枝葉の乾物増加

量が多く、このような落果は果実と枝葉間の同化産物の競合によるものと考えられた。

カキ「富有」では条件により無核果実の落果が少ないことがあり(28)、花粉遮断果実の結実率は年次変動が大きく、高い結実率を示すときもある(80)。また、環状剥皮処理が無核果実の結実を高めることは認められている(30)。そこで、無核果実の結実に及ぼす要因を明らかにしようとした。

花粉遮断処理による無核果実の結実率は樹体ごとに異なることが認められた。それぞれの樹体の放任受粉果実の種子数を調べたところ、これも樹体により異なった。そこで無核果実の結実率と放任受粉果実の種子数との関係をみると、相関係数 $r=-0.77$ の負の直線関係が認められた。このことは、無核果実の結実が同じ樹体内の他の果実の種子数の影響を受けており、他の果実の種子数が少なければ無核果実の結実が多くなることを示している。Goldwin(14, 15)は、受粉が極めて不十分なときにリンゴが単為結果することを認めており、単為結果の重要な要因は有核果実との競合であることを報告している。このことから、カキの単為結果も他の果実との競合が重要な要因と考えられた。さらに、環状剥皮処理では剥皮部が癒合するまでは落果がみられず、剥皮部が癒合した後に落果がみられたことから、環状剥皮により果実間の競合が遮断されたため無核果実が結実しやすくなったと考えられた。

ジベレリン処理はカキの単為結果誘起に優れていることが認められている(19, 20)が、その効果は年次や栽培環境および品種の違いなどで大きく変動する(49, 65, 66)。そこで、ジベレリン処理した花粉遮断果実の結実に及ぼす他の果実の影響を調べたところ、他の果実を花粉遮断すればジベレリンによる単為結果の誘起は優れ、他の果実を人工受粉すると単為結果の誘起は劣った。このことは、カキの内生ジベレリン含量が単為結果の直接的な要因ではないことを示唆している。ジベレリンは果実への同化産物の転流量を増加させ(58)、果実のsink力を高める(59)といわれており、種子はジベレリンやオーキシンを多く含んでいる(2)ことが認められている。そこで、カキの単為結果が他の果実の種子数に強く影響を受けるのは、果実間の相対的なsink力の差が関与していると推察された。また、カキにおける単為結果力の品種間差異は必ずしも遺伝的な特性ではない可能性も考えられた。

カキ‘富有’の単為結果と果実間の同化産物の競合との関係をさらに検討するために3花蕾着生した結果枝について調査を行った。3花蕾すべて花粉遮断すると先端果実の結実率は優れ、基部果実では劣った。基部果実の発育は先端果実に比べて低下し、その後基部果実では多くの落果がみられた。このことから、無核果実の落果は果実間の同化産物の競合により生じ、sink力の高い無核果実は単為結果すると考えられた。さらに、この花粉遮断した先端果実の結実率は、3花蕾すべて人工受粉した果実より優れる場合が多く、花粉遮断果実と人工受粉果実が混在すると、結実率は人工受粉果実が優れ、花粉遮断果実が劣る傾向がみられた。このように、‘富有’の単為結果性は花蕾の着生位置と受粉果実の有無により大きく変動することが認められ、単為結果性の変動は競合関係にある果実間の相対的なsink力の差に起因していると考えられた。

単為結果力の強いといわれている‘平核無’について‘富有’と同様に調査したところ、‘平核無’の結実性も‘富有’と同様に花蕾の着生位置と受粉果実の有無により大きく変動した。さらに、‘平核無’の花粉遮断果実の結実率は‘富有’とほぼ同様であった。これらのことから、‘富有’の遺伝的な単為結果性は‘平核無’とほぼ同様であると考えられた。また、‘富有’や‘平核無’では単為結果が花蕾の着生環境に強く支配されるので、梶浦(28)が示したカキにおける単為結果力の品種間差異は、必ずしも遺伝的な品種特性を表わしているとは限らないと考えられた。

結果母枝上の3結果枝にそれぞれ着生する花蕾について、すべて花粉遮断した単為結実果の発育は、すべて人工受粉した果実より優れる場合が多くみられた。受粉した結果枝と花粉遮断した結果枝が同一結果母枝上に混在すると、花粉遮断した結果枝の果実発育は劣った。このことから、結果母枝上の異なる結果枝に着生する果実も同化産物の競合関係にあると考えられた。しかし、その競合関係は、落果に至る果実が多くみられた同一結果枝内における果実間の競合に比べて弱いものと考えられた。また、果実発育も結実と同様に、競合関係にある果実間の相対的なsink力の差に起因していると考えられた。

通常の栽培条件下で主枝や樹体ごとに花粉遮断すると、いずれも高い単為結果性が認められた。収穫時期における単為結実果は受粉果に比べて果形はやや扁平であるが、果実重や糖度などの果実品質は受粉果と同様に優れた。このことから、

果実間のsink力の差を小さくするためにすべての果実を無核にすると、外生的なホルモン処理をしなくとも品質の優れた‘富有’無核果実の生産が可能であると考えられた。

カキ‘富有’の単為結果とsink力およびsink活性との関係を明らかにするために、 ^{13}C を用いてトレーサー実験を行った。sink-sourceの概念は同化産物の転流や分配を説明するために導入されたが、Warren (76) によりsink力 = sinkサイズ \times sink活性と定義され、sink力は1日あたりの乾物増加量 ($\text{g} \cdot \text{day}^{-1}$)、sinkサイズは乾物重 (g)、sink活性は相対生長率 ($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$) に相当することが示された。現在、この考え方は一般に受け入れられている (4, 44) ので、これに基づくと本実験におけるsink器官の ^{13}C 蓄積量は相対的なsink力を表わすと考えられた。さらに、果実の ^{13}C 蓄積量と乾物重 \times ^{13}C atom% excess の値とは極めて高い相関関係が認められたので、 ^{13}C atom% excess は相対的なsink活性を示すと考えられた。

カキ結果枝において、果実のsink活性は他の器官に比べ高く、とくに開花期で最も高いことが認められた。しかし、この時期のsinkサイズは極めて小さいのでsink力は小さかった。その後、果実のsink力は次第に大きくなり、開花20日後には果実が結果枝における主要なsink器官となった。展葉を開始した葉は他の成熟葉から同化産物の供給を受けるのでsink器官と考えられており、ある程度成熟するとsource器官として同化産物の供給を始めることが知られている (72)。カキの結果枝では、葉の同化産物の蓄積量は開花期が最も多く、その後減少することから、開花期の葉は主なsink器官として働き、その後source器官に転換することが推察された。

一結果枝に着生する3果実において、先端果実の結実は優れるが基部の無核果実の落果が多かった結果枝では、基部果実への ^{13}C 分配率が次第に低下し、落果開始期の基部果実の ^{13}C 蓄積量は極めて少なかった。このことから、カキの無核果実では同化産物の転流量が減少して落果に至ることが明らかとなった。また、果実間の同化産物の競合は早い時期から生じ、基部の無核果実への転流量は徐々に減少することから、無核果実の落果は同化産物の転流量の減少によって誘起されるものと考えられた。

開花16日および20日後における先端果実と基部果実のsink力は、3花蕾すべて

受粉した結果枝ではほぼ同様で、いずれも比較的高かったが、基部花蕾を花粉遮断した結果枝では落果の多かった基部果実のsink力が先端果実に比べて明らかに低かった。すべて花粉遮断した結果枝では、先端の無核果実のsink力は比較的高く、受粉果実より優れる場合もみられた。これらのことから、競合する果実間では相対的にsink力の低い果実が落果し、sink力の高い無核果実は単為結果することが明らかとなった。

Ho (22) はsink器官が遺伝的に持つ最大のsink力を潜在的sink力 (potential sink strength) としており、同じ転流系に競合するsink器官が存在し、同化産物の供給量が不十分である場合には、これらの器官のsink力は潜在的sink力より低くなると述べている。本実験では1結果枝に3果実着生しているので同化産物の供給量は不十分と考えられる。そのなかで、潜在的sink力からの低下が比較적少なかったのは、先端果実や受粉果実であった。このことは、無核果実のsink力が有核果実に比べて低下しやすいが、競合する果実間において同化産物の受容に関し優位にある果実ではsink力の低下は比較적少ないことを示している。このように、種子の有無は果実のsink力に強い影響を及ぼすが、果実のsink力は有核果実で高く、無核果実で低い、というような固定されたものではなく、競合関係にある果実との同化産物の受容に対する優劣関係や同化産物の供給量の多少など、果実の着生条件によっても大きく変動すると考えられた。そこで、樹体全体を花粉遮断すると単為結果性が高まるのは、無核果実のsink力を低下させるような有核果実が存在しないので、無核果実のsink力が比較的高く保たれているためと考えられた。また、単為結果性を高めるには同化産物の供給量が不十分とならないことも重要であると考えられた。

結果枝における果実のsink活性が低下すると、果実のsink力も低下することが認められた。そこで、結果枝における果実のsink活性に影響を及ぼす要因について解析したところ、葉面積、葉の光合成能力および種子数が重要な要因であると考えられた。花粉遮断果実のsink活性は果実付近の葉の積算葉面積と高い相関関係がみられ、無核果実への同化産物の転流に関与する葉は果実付近の比較적狭い範囲に限られていることが示唆された。また、受粉果実では結果枝全体の葉面積が重要であり、受粉果実では結果枝のすべての葉が果実への同化産物の転流に関与していることが示唆された。葉の光合成能力は花粉遮断果実や受粉果実のsink

活性に大きな影響を及ぼすと考えられ、結実や果実発育には光条件も極めて重要であると思われた。また、種子数が多いと果実のsink活性は高まることが認められた。このように、結果枝における果実のsink活性はおもに種子数や葉の光合成能力などが関与していることが明らかとなり、今後、果実のsink活性と葉の光合成能力との関係については詳細に検討する必要がある。

カキ‘富有’の種子形成を調査し、無核化技術について検討した。胚のう形成過程において胚のう異常が観察され、その出現率は樹体の違いにより異なることが認められた。胚のう異常の少ない樹体では種子形成は優れ、胚のう異常が多い樹体では種子形成は劣ったが、いずれの樹体も正常胚のうに対する受精率は同程度であった。このように正常胚のうに対する受精率が同様な条件では、胚のう異常の多少が種子形成に大きく関与していると考えられた。

ブドウの無核化技術で実用化されているジベレリンおよびストレプトマイシンを開花前に処理すると、胚のう異常は多くなった。しかし、人工受粉を行っても種子形成が少なかったのは、ジベレリン500ppm開花20日前処理やストレプトマイシン500ppm開花20日および25日前処理であり、必ずしも胚のう異常と種子形成は一致しなかった。また、夜間加温ハウス栽培を行うと人工受粉果実の種子形成は劣った。夜間加温ハウス栽培では胚のう異常はやや多くなる程度であったが、花粉管の伸長が著しく抑制されていた。このことから、花粉管の伸長抑制も種子形成に大きく関与していると考えられた。

ハウス栽培では放任受粉果実はまったく種子が形成されなかった。これはカキが虫媒花であるため、訪花昆虫が遮断されたためと考えられた。そこで、開花開始期にカキクダアザミウマの防除をかねて、ミツバチなどに対する忌避効果の高いアセフェート剤を散布すると、受粉樹からの距離と関係なくすべて無核果実となった。この無核果実の収穫時期における品質は有核果実と同様に優れていることが認められたが、果形は有核果実に比べやや扁平となった。これらのことから、農薬散布という簡便な方法によりカキ‘富有’の無核化生産は実用可能と考えられた。

以上より、カキ‘富有’の無核果実の結実は、無核果実の着生条件によって大きく変動することが認められ、‘富有’の単為結果性は必ずしも品種特性として遺伝的に低いのではないことが考えられた。‘富有’果実をすべて無核にすると

結実性の高まることが認められ、無核果実の着生条件によって結実が大きく変動するのは、おもに果実間の同化産物の競合によることが明らかとなった。単為結果性の優れる果実はsink力の高いことが明らかとなり、無核果実のsink力を高く保つには同化産物の供給量が不十分にならないこと、同化産物を受容しやすい位置にあること、有核果実を着生させないことなどが重要である。とくに、無核果実は有核果実に比べてsink力が低下しやすいので、十分な葉面積が確保される位置に果実を着生することや、葉の光合成能力が十分に発揮できるような日照条件を整えること、あるいは多くの結果枝が開花時期に伸長を続けるような剪定をしないことなどが栽培技術として重要であると思われた。また、開花開始期の農薬散布という簡便な方法によって果実を無核にできることが明らかとなり、この方法で得られた無核果実の品質は有核果実と同様に優れていたもので、カキ‘富有’の無核果実の生産は実用的に可能であると考えられた。

総摘要

カキ「富有」の単為結果による結実性について同化産物の転流や競合の観点から明らかにし、無核果実生産の可能性について検討した。

1. 50% 遮光および無遮光における結果枝の乾物蓄積量と受粉果実の落果について調査した。結果枝の照度は落果発生と一定の関係がみられず、照度の低下は落果発生の直接的な要因ではないと考えられた。落果果実の発育は落果が発生するほぼ1週間前から低下することが認められた。やや早い時期に落果がみられた結果枝では枝葉の乾物増加量が多く、果実と枝葉間の同化産物の競合により落果が生じたと考えられた。

2. 無核果実の結実に及ぼす要因を明らかにするため花粉遮断果実およびジベレリン処理無核果実の結実について調査した。花粉遮断果実の結実率は樹体ごとに異なり、同一樹内では他の果実の種子数との間に相関係数 $r=-0.77$ の高い負の直線関係のあることが認められた。ジベレリン処理した無核果実の結実は、他の花蕾を花粉遮断すると優れ、他の花蕾を人工受粉すると劣った。このことから、「富有」の単為結果性は他の果実の種子数に影響されることが明らかとなった。また、無核果実の落果は果実間の同化産物の競合により生じることが推定され、「富有」の単為結果性が低いとされていることは、必ずしも遺伝的な特性によるものではないことが示唆された。

3. 「富有」および「平核無」において、単為結果性と果実間の同化産物の競合との関係を検討するため3花蕾着生する結果枝について調査した。果実発育の低下が認められた無核果実では多くの落果がみられた。3花蕾すべて花粉遮断すると単為結果性は先端果実で優れ、基部果実で劣った。この先端の無核果実の結実率は、3花蕾すべて人工受粉した果実の結実率より優れる場合が多かった。しかし、花粉遮断果実と受粉果実が混在する結果枝では単為結果性が劣った。結果枝における着蕾位置の違いと受粉果実の有無による単為結果性のこのような変動は、「富有」と「平核無」でほぼ同様の傾向を示した。これらのことから、カキの無核果実の落果は同化産物の競合により生じると考えられた。さらに、「富有」と「平核無」の単為結果性に関する遺伝的な差異は極めて小さいと考えられた。

4. 結果母枝、主枝および樹体ごとの単為結果性と果実発育や収穫果実の品質について調べた。結果母枝上の3結果枝にそれぞれ着生する果実の発育は、すべて花粉遮断すると優れ、受粉果実が混在すると単為結実果で劣った。主枝や樹体ごとに花粉遮断すると、いずれも高い単為結果性が認められた。収穫時期における単為結実果は、受粉果実に比べてやや偏平であるが、果実重や糖度などの果実品質は優れた。これらのことから、結果母枝上の異なる結果枝に着生する果実は、同化産物の競合関係にあることが認められた。すべての果実を無核にするとその結実性は高まり、外生的なホルモン処理をしなくても‘富有’無核果実の生産が可能であると考えられた。

5. 結果枝における単為結果と同化産物の転流や果実のsink力との関係を明らかにするため、 ^{13}C を用いてトレーサー実験を行った。結果枝に着生する3花蕾のうち基部花蕾を花粉遮断すると、果実間の ^{13}C 分配率は基部果実で徐々に低下して、基部果実の ^{13}C 蓄積量は著しく少なくなり、その後多くの落果がみられた。受粉した果実のsink力は比較的高く、落果は少なかった。すべて花粉遮断した結果枝では結実の優れた先端果実のsink力は比較的高く、受粉した果実のsink力より優れる場合もみられた。しかし、基部の花粉遮断果実の結実性は劣り、sink力も低かった。これらのことから、カキの無核果実は同化産物の流入量が減少するために落果に至ることが明らかとなった。果実のsink力は着果位置や受粉の有無などで大きく変動し、sink力の高い無核果実では結実することが明らかとなった。

6. 結果枝における果実のsink活性に影響を及ぼす要因について解析した。無核果実のsink活性は、果実着生位置の2節上位から結果枝基部までの葉面積と高い相関($r=0.769$)が認められ、受粉果実のsink活性は全葉面積と最も高い相関($r=0.544$)が得られたことから、無核果実のsink活性に関与する葉は有核果実に比べ少なく、果実付近の比較的限られた葉であることが示唆された。無核果実のsink活性は果実着生位置の2節上位から結果枝基部までの葉面積と葉の ^{13}C atom% excessを説明変数とする重回帰分析を行うと $r=0.771$ の相関係数が得られた。また、受粉果実のsink活性は全葉面積、葉の ^{13}C atom% excessおよび種子数を説明変数とする重回帰分析を行うと $r=0.999$ の相関係数が得られた。このことから、無核果実のsink活性には葉面積や光合成能力が、有核果実のsink活性には葉面積や光合成能力と果実の種子数が強く関与していると思われる。

7. カキ「富有」の種子形成に及ぼす要因を明らかにするため、胚のう形成過程や花粉管の伸長および受精について調査した。胚のう形成過程において胚のう異常が観察された。正常胚のうに対する受精率は種子形成の異なる樹体間で同程度であり、胚のう異常の多い樹体で種子形成が劣った。ハウス栽培では花粉管の伸長が抑制され、受粉果実の種子形成は低下する傾向がみられた。また、ハウス栽培における放任受粉果実ではまったく種子形成が認められなかった。これらのことから、受粉果実の種子形成が低下するのは胚のう異常や花粉管の伸長抑制が関与していると考えられた。また、ハウス栽培における放任受粉果実では、訪花昆虫の遮断が種子形成を妨げたと考えられた。

8. カキ「富有」の簡便な無核化技術について検討するため、開花前のジベレリンやストレプトマイシン処理と開花開始期のアセフェート剤散布を行った。開花20日前のジベレリン500ppm処理や、開花25および20日前のストレプトマイシン500ppm処理において受粉果実の種子形成は抑制されたが、有核果実の混在がみられた。開花開始期のアセフェート剤散布では、受粉樹からの距離とは関係なく放任受粉果実はすべて無核となった。この無核果実の果形は有核果実に比べてやや偏平となったが、収穫時期における品質は有核果実と同様に優れた。これらのことから、開花開始期の農薬散布という簡便な方法により、カキ「富有」の無核果実の生産は実用的に可能であることが示された。

引用文献

1. Crane, J. C., 1959. Auxins in parthenocarpic and non-parthenocarpic figs. *J. hort. Sci.* 34:142-153.
2. Crane, J. C., 1964. Growth substances in fruit setting and development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15:303-326.
3. Crane, J. C., 1986. Fig. p.153-165. In: Monselise, P. S. (ed.) *Handbook of fruit set and development*. CRC Press, Inc. Florida.
4. Daie, J., 1985. Carbohydrate partitioning and metabolism in crops. *Hort. Rev.* 7:69-108.
5. Faust, M., 1989. *Physiology of temperate zone fruit trees*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
6. 藤村次郎, 中河留蔵, 1955. 果樹の生理落果に及ぼす日光遮断の影響. *三重大農研報*, 10:1-14.
7. 福井博一, 出町 誠, 山田元康, 中村三夫, 1990. カキ「西村早生」の花柱内での花粉管伸長に及ぼす温度の影響. *園学雑*, 59:275-280.
8. Fukui, H., S. Imakawa and T. Tamura, 1984. Relation between early drop of apple fruit and embryo development. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* 61:399-407.
9. 福井博一, 西元和男, 中村三夫, 1989. カキ「西村早生」の胚嚢の發育に関する研究. *園学雑*, 57:615-619.
10. 福井博一, 若山善秋, 中村三夫, 1990. カキ「西村早生」の異常胚嚢發生に及ぼす夜間温度の影響. *園学雑*, 59:59-63.
11. 古川良茂, 北島 宣, 赤浦和之, 1987. 二十世紀ナシにおける貯蔵物質の推定法. *農および園*, 62:433-434.
12. Geiger, D. G., B. J. Ploeger, T. C. Fox and B. R. Fondy, 1983. Sources of sucrose translocated from illuminated sugar beet source leaves. *Plant Physiol.* 72:964-970.
13. George, W. L., J. W. Scott and W. E. Splittstoesser, 1984. Parthenocarpy in tomato. *Hort. Rev.* 6:65-84.

14. Goldwin, K.G. 1983. Factors affecting hormone-assisted setting of Cox's apple. Acta Hort. 149:161-171.
15. Goldwin, K.G. and W.W. Schwabe. 1975. Parthenocarpic fruit in Cox's Orange Pippin apples obtained without hormones. J. hort. Sci. 50: 175-178.
16. Goren, R., E.E. Goldschmidt and S.P. Monselise. 1971. Hormonal balance in bark and leaves of Shamouti orange trees (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) in relation to ringing. J. hort. Sci. 46:443-451.
17. Gustafson, G.F. 1939. The cause of natural parthenocarpy. Amer. J. Bot. 26:135-138.
18. 原田 久. 1985. カキの生育に関する生態的研究. —とくに花芽分化と休眠を中心として. 静岡大学農学部園芸研究報告 第9号.
19. 平田尚美, 林 真二, 田辺賢二. 1978. カキ果実の発育ならびに成熟に関する生理学的研究. V. 果実の発育と内生のオーキシン、ジベレリン、サイトカイニン、アブシジン酸およびエチレン含量との関係. 鳥大農研報. 30:26-37.
20. 平田尚美, 黒岡 浩. 1967. カキの落果の機構に関する研究 (第1報) 落下に伴う果実および離層組織の生理代謝. 園学要旨. 昭42秋:4-5.
21. 平田尚美, 黒岡 浩, 中川昌一. 1967. カキの単為結実と果実の肥大に及ぼすGA₃、GA₄₊₇およびGA₇の影響. 園学要旨. 昭42春:38-39.
22. Ho, L.C. 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39:355-378.
23. Israel, Y. and E. Lahav. 1986. Banana. p.45-73. In: Monselise, P.S. (ed.) Handbook of fruit set and development. CRC Press, Inc. Florida.
24. Iwahori, S., R.J. Weaver and R.M. Pool. 1968. Gibberellin-like activity in berries of seeded and seedless Tokay grapes. Plant Physiol. 43: 333-337.
25. Jackson, D.I. 1962. Gibberellin and growth in stone fruit: Induction of parthenocarpy in plum. Aust. J. Biol. Sci. 21:1103-1106.

26. Johnson, R. S. and A. N. Lakso. 1985. Relationships between stem length, leaf area, stem weight, and accumulated growing degree-days in apple shoots. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 110:586-590.
27. 梶浦 實. 1941. カキの生理落果に関する研究. I. 自然落果調査 主としてその波相に就いて. 園学雑. 12:159-178.
28. 梶浦 實. 1941. カキの生理落果に関する研究. II. 受粉及単為結果と落果との関係. 園学雑. 12:247-283.
29. 梶浦 實. 1942. カキの生理落果に関する研究. III. 降雨及乾燥と落果との関係. 園学雑. 13:1-14.
30. 梶浦 實. 1942. カキの生理落果に関する研究. IV. 開花前に行う各種処理の落果に及ぼす影響. 園学雑. 13:89-96.
31. 梶浦 實. 1942. カキの生理落果に関する研究. V. 枝の伸長と落果との関係. 園学雑. 13:97-101.
32. 金原敏治. 1983. 早期落果. p. 27-30. 基本技術編. 農業技術体系. 果樹編 4 カキ. 農文協. 東京.
33. 金子 衛. 1977. カキの生産量と日照時間との関係. 愛知農総試研報. B9: 131-136.
34. 金子 衛, 山本良幸, 鈴木儀一, 今川博之. 1979. 東三河地方におけるカキ(次郎)の生理落果実態調査. 愛知農総試研報. 11:94-102.
35. 香月繁孝, 飯塚慶久, 後藤宗玄, 数賀山靖. 1991. 農薬便覧 第7版. 農文協. 東京.
36. 小松春喜. 1987. ブドウ「巨峰」の花振るいに関する研究. 大阪府立大学学位論文.
37. Kondo, S. and Y. Takahashi. 1987. Effect of high temperature in the nighttime and shading in the daytime on the early drop of apple fruit 'Starking Delicious'. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 56:142-150.
38. Kotob, A. M. and W. W. Schwabe. 1971. Induction of parthenocarpic fruit in Cox's Orange Pippin apples. J. hort. Sci. 46:89-93.
39. 河内 宏. 1985. 光合成産物の転流と利用. p. 214-231. 北條良夫, 石塚潤爾編. 作物生理実験法. 農業技術協会. 東京.

40. Kouchi, H. and Y. Yoneyama. 1984. Dynamics of carbon photosynthetically assimilated in nodulated soya bean plants under steady-state conditions. 1. Ann. Bot. 53:875-882.
41. Lodhi, F., M. V. Bradley and J. C. Crane. 1969. Auxins and gibberellin-like substances in parthenocarpic and non-parthenocarpic syconia of *Ficus carica* L., cv. King. Plant Physiol. 44:555-561.
42. 前 忠彦. 1988. 植物における物質の移動と蓄積. 生物と化学. 26:191-198.
43. 牧野時夫, 福井博一, 今河 茂, 田村 勉. 1986. リンゴの早期落果と新梢生長との関係. 園学雑. 55:40-45.
44. 松井弘之. 1989. 光合成産物の生産と分配. p.25-81. 平野 暁, 菊池卓郎 編著. 果樹の物質生産と収量. 農文協. 東京.
45. 松本善守. 1983. 摘蕾. p.15-19. 基本技術編. 農業技術体系. 果樹編 4 カキ. 農文協. 東京.
46. 松本善守, 黒田喜佐雄. 1982. カキの着果調整に関する研究 (第 1 報) '富有' の着果調整基準の設定. 奈良農試研報. 13:9-20.
47. Monselise, P. S. 1986. Citrus. p.87-108. In: Monselise, P. S. (ed.) Handbook of fruit set and development. CRC Press, Inc. Florida.
48. 森田義彦. 1941. 果樹の蕾受粉に於ける花粉管の行動に関する研究. 園学雑. 12:230-248.
49. 永澤勝雄, 高橋英吉, 野崎 勝. 1968. カキの落果に関する生理学的研究. I. 平核無および富有の落果防止に対するジベレリン散布の影響. 千葉大園学報. 16:9-16.
50. 中川昌一. 1978. 果樹園芸原論. 養賢堂. 東京.
51. 新居直祐. 1980. カキ '富有' の新しょうと葉の発育過程について. 園学雑. 49:149-159.
52. 西沢 隆, 堀 裕. 1988. イチゴにおける ^{14}C 光合成産物の転流・分配に及ぼす果房の発育段階の影響. 園学雑. 57:433-439.
53. Nitsch, J. P. 1970. Hormonal factors in growth and development. p.427-472. In: Hulme, A. C. (ed.) The biochemistry of fruits and their products. Vol.1. Academic Press. London and New York.

54. Nitsch, J.P., C. Pratt, C. Nitsch and N. J. Shaulis. 1960. Natural growth substances in Concord and Concord Seedless grapes in relation to berry development. Amer. J. Bot. 47:566-576.
55. 小笠原静彦. 1985. ストレプトマイシン利用によるブドウの無核果生産技術の確立 (1) ストレプトマイシンによるブドウの単為結果の誘発について. 広島果試研報. 11:39-49.
56. 小笠原静彦, 平田克明. 1985. ストレプトマイシン利用によるブドウの無核果生産技術の確立 (2) ストレプトマイシン利用によるマスカットベリー A の無核果安定生産. 広島果試研報. 11:51-58.
57. 岡本五郎, 山本恭子, 島村和夫. 1984. '巨峰' を含む数種の 4 倍体ブドウにおける無核果混入の品種間差異に関する研究. 園学雑. 53:251-258.
58. Powell, A.A. and A.H. Krezdorn. 1977. Influence of fruit-setting treatment on translocation of ^{14}C -metabolites in citrus during flowering and fruiting. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 102:709-714.
59. Priestley, C.A. 1987. Source-sink relationship on fruit trees. p.81-97. In: M.R. Sethuraj and A.S. Raghavendra (eds.) The crop physiology. Elsevier. Amsterdam.
60. 傍島善次. 1966. カキの早期生理的落果の原因とその防止対策. 農および園. 41:462-466.
61. 傍島善次. 1979. カキの花芽形成ならびに果実の発育. 園芸学研究集録. 9: 157-169.
62. 傍島善次, 石田雅士, 稲葉昭次. 1975. カキ果実の発育に関する研究. II. 平核無の種子の発育不全について. 園学雑. 44:1-6.
63. 傍島善次, 石田雅士, 稲葉昭次, 増井敬治. 1976. カキ果実の発育に関する研究. III. 同化物質の転流ならびに蓄積について. 京府大学報: 農. 28:18-23.
64. 傍島善次, 石田雅士, 稲葉昭次, 宮崎一徳. 1974. カキの発芽期以降における花器の発育について. 京府大学報. 農. 26:15-20.
65. 傍島善次, 石田雅士, 清川薫雄, 崎山 睦. 1969. カキの生理落果防止に関する研究. II. 受粉および GA 処理が生理的落果に及ぼす影響ならびに果実内

65. オーキシンの消長について. 京府大学報. 農. 21:13-23.
66. 傍島善次, 高木 丹. 1968. カキの生理落果防止に関する研究. I. 落果波相および分離層形成について. 京府大学報. 農. 20:1-11.
67. Stutte, G.W. and J. Gage. 1990. Gibberellin inhibits fruit abscission following seed abortion in peach. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115:107-110.
68. 壽松木章, 岩永秀人, 村上ゆり子, 間苧谷徹. 1988. カキ果実の生理落果とエチレン発生との因果関係. 園学雑. 57:167-172.
69. 壽松木章, 杉浦俊彦, 村上ゆり子, 間苧谷徹. 1989. カキ果実の落果に関する生理学的研究 (第 5報) - 果実のオーキシンの消長と生理落果との関係. 果樹試験報 A. 16:31-37.
70. 高橋英吉, 井上祐吉, 永澤勝雄. 1971. カキの落果に関する生理学的研究. II. 平核無の生理落果におよぼす光および環状剥皮の影響. 千葉大園学報. 19:13-21.
71. 竹葉 剛. 1977. マルチコンパートメント解析による代謝回転率の測定. 京府大学報. 理. 生. 28:1-16.
72. Turgeon, R. 1989. The sink-source transition in leaves. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 40:119-138.
73. 植田尚文, 内藤隆次. 1981. ブドウ 'マスカット・ベリー A' のジベレリン処理による無核果形成と新しょうの強さの関係. 園学雑. 56:293-299.
74. 植田重孝. 1988. カキクダアザミウマの防除. 奈良・鶴田 p.8-9. 精農家のカキ栽培技術. 農業技術体系. 果樹編 4 カキ. 農文協. 東京.
75. 脇坂幸雄. 1958. 柿花粉の発芽と温度の関係. 農及園. 33:383-384.
76. Warren Wilson, J. 1972. Control of crop processes. p.7-30. In: Ress, A. R., K.E. Cockshull, D.W. Hand and R.G. Hurd. (eds.) Crop processes in controlled environments. Academic Press. London and New York.
77. Westwood, M.N. and P.B. Lombard. 1968. Effect of seeded fruit and foliar applied auxin on seedless fruit of pear the following year. HortScience 3:168-169.
78. 藪野友三郎. 1987. 形質の多様性. p.1-11. 藪野友三郎, 木下俊郎, 村松幹夫.

- 三上哲夫，福田一郎，坂本寧男 共著．植物遺伝学．朝倉書店．東京．
79. 薬師寺博，長谷嘉臣．1991．カキ‘富有’の早期落果と植物ホルモン量に及ぼす種子含有率及び遮光の影響．果樹試報．19:49-59．
80. 山田昌彦，栗原昭夫，角 利昭．1987．カキの結実性の品種間差異とその年次変動．園学雑．56:293-299．
81. 米山忠克．1986．同化産物（炭素・窒素）の転流と植物生産．p.107-148．日本土壤肥料学会編．植物生産性の生理生化学．博友社．東京．
82. 庄 東紅．1990．カキ（*Diospyros kaki* Linn.f.）品種の細胞遺伝学的研究—とくに無核品種の染色体数について．京都府立大学学位論文．